АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

12

ДЕКАБРЬ



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. В. Добрянская*, *Э. Н. Липпа*

Сдано в набор 05.09.78. Подписано к печати 23.11.78. М-20691. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$. Бумага № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 8 + 4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = =11.90 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13.42. Тираж 2716. Тип. зак. 733.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 539.22 : 591.471.1 : 582.26

С. И. Генкал, Г. В. Кузьмин

НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТРУКТУРЕ ПАНЦИРЕЙ ВИДОВ *STEPHANODISCUS* EHR. *(BACILLARIOPHYTA)*

S. I. GENKAL, G. V. KUZMIN. NEW DATA ON FRUSTULE STRUCTURE OF SPECIES OF THE GENUS *STEPHANODISCUS* EHR. (*BACILLARIOPHYTA*)

Изложены результаты электронномикроскопического и светооптического изучения видов *Stephanodiscus* Ehr. Приведены новые данные по ультраструктуре панциря, уточнены диагнозы.

Род *Stephanodiscus* Ehr. объединяет планктонные пресноводные или слегка солоноватоводные виды с широким диапазоном толерантности, обитающие как в олиготрофных, так и в высокоэвтрофных водоемах. Их численное развитие прямо связано с трофностью водоема (Кузьмин, Генкал, 1977; Nalewajko, 1966; Duthie, Sreenivasa, 1971; Round, 1972; Hakansson, 1976), и они могут служить индикаторами стадии эвтрофирования. Важными экологическими показателями являются также число видов этого рода и доля их участия в сложении фитоценозов. Например, в водохранилищах волжского каскада, испытывающих в последние годы влияние антропогенного эвтрофирования (Россолимо, 1975), резко возросло обилие и увеличилось число видов *Stephanodiscus*, три из которых ранее в СССР не отмечались (Кузьмин и др., 1970; Кузьмин, Генкал, 1977; Макарова и др., 1976). Вместе с тем в планктоне наметилась тенденция к переходу доминирования от видов рода *Melosira* к видам рода *Stephanodiscus*, причем в современных условиях стали развиваться нанопланктонные представители, ибо мелкие размеры дают им селективное преимущество.

Определение мелкоклеточных особей в световом микроскопе затруднительно, зачастую невозможно. Применение трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) позволило не только выявить ряд новых для науки видов и разновидностей, но и получить дополнительную информацию об ультратонком строении панциря изученных таксонов.

Материалом для исследования послужили пробы фитопланктона, собранные в Волге и водоемах ее бассейна. Кроме того, были изучены любезно предоставленные сотрудниками других институтов пробы водорослей из водоемов Средней Азии, Кавказа, Кольского п-ва, Таймыра, Западной Сибири и Камчатки.

Органическое вещество клеток сжигалось по методу, описанному ранее (Балонов, Кузьмин, 1974). Заключенные в среду с высоким коэффициентом преломления створки диатомей исследовались в световом микроскопе фирмы Карл Цейс, Иена (100×16, апертура 1.25) и фотографировались на пленку Микрат-300. Электронное микроскопирование проводилось с помощью ТЭМ фирмы Тесла BS-613. В качестве подложки использовалась коллодиевая пленка (Бирюзова и др., 1963), укрепленная углем.

1. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun.

Клетки одиночные, реже соединенные по 2—3, низкоцилиндрические. Створки круглые, концентрически волнистые, 11.4—55 мкм в диам.

Структура створки из радиальных ребер, 5—13 в 10 мкм, между которыми находятся ареолы, 9—26 в 10 мкм. Ряды ареол одинарные, к краю створки двух-пятирядные. В центре створки ареолы располагаются беспорядочно или сгруппированы в розетку и тогда окружены бесструктурным кольцом. На створке ближе к центру находятся (или реже отсутствуют) подпертые выросты, кольцо таких же выростов и один двугубый вырост имеются на загибе створки. Ребра у края заканчиваются остроконечными грубыми шипами до 3 мкм дл. Загиб створки состоит из ареол, расположенных в радиальных рядах

var. *astraea*.

Van Heurck, 1882, tab. 95, fig. 5; Hustedt, 1927 : 368, fig. 193, *a—c*; Cleve-Euler, 1951 : 53, fig. 70, *a—d*, *h*.

Створки 20—55 мкм в диам., ребер 5—9, ареол 14—20 в 10 мкм (рис. 1, *1—3*, см. вклейку). Ареолы к краю створки переходят в двойные или тройные ряды. В центре створки чаще встречается розетка из нескольких ареол, окруженная бесструктурным кольцом. Подпертый вырост на створке окружен двумя порами. Шипы отходят от каждого ребра или, реже, от третьего-четвертого. Щетинки, выходящие из краевых подпертых выростов (рис. 1, *4*), нами не наблюдались.

Встречается обильно по всей Волге от истока до дельты. Массового развития достигает весной. Максимальные численность (16 млн кл./л) и биомасса (47.1 г/м^3) наблюдались при температуре воды 18.5° и pH 8.17. Найден в оз. Курильском (Камчатка).

var. *minutulus* (Kütz.) Grun.

Grunow in: Van Heurck, 1882, tab. 95, fig. 7, 8; Hustedt, 1927 : 369, fig. 193, *d*, *e*; Cleve-Euler, 1951 : 53, fig. 70, *e*, *f*.

Створки 11.4—25 мкм в диам., ребер 9—13, ареол 20—26 в 10 мкм (рис. 1, *5*, *6*; рис. 2, *1* — см. вклейку). Ареолы (рис. 2, *2*) к краю створки переходят в двойные, реже тройные ряды. Розетка в центре створки отсутствует. Число подпертых выростов на створке варьирует от 1 до 3 (рис. 2, *3*), а на загибе створки — от 10 до 25 (рис. 2, *4*), из которых выходят тонкие, остроконечные щетинки до 80 мкм длиной (рис. 1, *5*). Шипы, как правило, отходят от 3—5-го ребра.

Самая распространенная разновидность. Встречается по всей Волге. Массового развития достигает в конце мая—первой половине июня при температуре воды 18°.

var. *intermedius* Fricke.

Schmidt, 1901, tab. 225, fig. 37—39; Huber-Pestalozzi, 1942: 410; *S. astraea* var. *spinuligerus* Grun. in Cleve-Euler, 1951 : 54, fig. 70, *1*.

Створки 17—31 мкм в диам., ребер 5—8, ареол 18—22 в 10 мкм. Ареолы к краю створки многорядные (3—5 рядов). Каждое ребро заканчивается шипом (рис. 2, *5*).

Встречается спорадически по всей Волге.

var. *niagarae* (Ehr.) A. Cl.

Van Heurck, 1882, tab. 95, fig. 13—14; Schmidt, 1901, tab. 227, fig. 1—9; Cleve-Euler, 1951 : 53, fig. 70, *i*, *j*, *k*.

Створки 16—20 мкм в диам., ребер 6—9, ареол 20—25 в 10 мкм (рис. 2, *6*). Ареолы к краю створки двух-трехрядные. Краевая зона широкая, до $^1/_5$ радиуса, перфорированная рядами мелких ареол, 40 в 10 мкм.

В нашем материале каждое ребро заканчивалось грубым шипом.

Развивался довольно обильно в конце весеннего сезона в Иваньковском водохранилище и в р. Оке.

var. *incertus* A. Cl.

Cleve-Euler, 1951 : 54, fig. 70, *m*.

Створки 15—35 мкм в диам., ребер 5—6, ареол 9—12 в 10 мкм (рис.2, *7*, *8*). В центре створки ареолы очень крупные, круглые или неправильно многоугольные. По самому краю створки они становятся мельче и располагаются в 2—4 ряда. Все ребра заканчиваются грубыми шипами.

Встречен в Иваньковском водохранилище в мае 1958 г. В оз. Севан до изменения его гидрологического режима развивался обильно.

2. *Stephanodiscus tenuis* Hust.

Клетки одиночные, цилиндрические. Створки нежные, плоские, 7.6—26 мкм в диам. Структура створок из радиальных ребер, 5—12 в 10 мкм, ареол 22—40 в 10 мкм. Наружное отверстие ареол круглое или многоугольное. В центре створки находится розетка из нескольких ареол, окруженная бесструктурным кольцом, от которого начинается одиночный ряд ареол, переходящих к краю створки в многорядные (3—7 рядов). На загибе створки располагаются один двугубый вырост и кольцо подпертых выростов. Щетинки, выходящие из них, остроконечные, до 80 мкм дл. Все ребра заканчиваются крупным остроконечным шипом до 4 мкм в дл. Загиб створки из ареол, расположенных в радиальных рядах.

var. *tenuis*.

Hustedt in: Huber-Pestalozzi, 1942 : 411, fig. 506; Макарова и др., 1976 : 30, табл. II—IV.

Створки 11.4—26 мкм в диам., ребер 5—8 (9), ареол 22—36 в 10 мкм. Форма ареол круглая (рис. 3, *1—3*, см. вклейку).

Один из доминирующих видов планктона Волги. Встречается в течение всего вегетационного периода. Массового развития достигает весной. В устье р. Суры при температуре 12.6° было отмечено очень сильное «цветение» воды (численность 16 млн кл./л, биомасса 34 г/м^3).

При идентификации видов рода *Stephanodiscus* как при светооптическом, так и электронномикроскопическом исследованиях особые трудности вызывает *S. hantzschii* Grun.

Этот вид с одной разновидностью (var. *pusilla*) был описан Груновым в 1880 г. Четкий, лаконичный диагноз и прекрасные рисунки (см. рис. 3, *4*, *5*; icona prima — fig. 131—132) исключали таксономическую путаницу. В 1927 г. Хустедт, проведя ревизию рода, свел в синонимику вида *S. hantzschii* 8 таксонов, обладающих нежной структурой (Hustedt, 1927). При этом он неправомочно расширил диагноз первоописания, введя в него признак нитчатости (с. 371, рис. 194, *a*, *b*, *c*). Позже Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951) изменила в диагнозе диапазон изменчивости диаметра створки с 9—17 до 4.2—29 мкм, а число штрихов — с 6—10 до 6—12 в 10 мкм (с. 54). Электронномикроскопические исследования, предпринятые нами, показали, что *S. hantzschii* в понимании Хустедта и Клеве-Эйлер является сборным.

Приводим диагноз *S. hantzschii* Grun., дополненный нашими электронномикроскопическими данными.

3. *Stephanodiscus hantzschii* Grun.

Grunow in: Cleve et Grunow, 1880 : 115, tab. VII, fig. 131.

Клетки одиночные. Створки круглые, почти плоские, нежные, 8.7—18.2 мкм в диам. (рис. 3, *6—8*). Структура створок из радиальных ребер, 6—10 (12) в 10 мкм, между которыми расположены ареолы, 25—35 в 10 мкм. Ряды ареол одинарные, к краю створки переходящие в двух-трехрядные. В центре створки ареолы располагаются беспорядочно. На загибе створки двугубый вырост и кольцо подпертых выростов. В центре створки подпертый вырост отсутствует. Ребра заканчиваются крупными шипами.

В бассейне Волги и в других изученных нами водоемах вид встречается редко. Данные о его широком распространении и обильном развитии в водоемах СССР сомнительны и требуют проверки.

4. *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieger.

Krieger, 1927, 10 : 21. *Melosira binderana* Kütz. Kützing, 1844 : 55, tab. 2, *1*.

Клетки боченковидные, соединенные в длинные нити (рис. 4, *5*, см. вклейку). Панцирь с двумя воротничковидными вставочными ободками. Створки круглые, 7.2—13 мкм в диам. (рис. 4, *1*). Структура створок из радиальных ребер, 10—14 в 10 мкм, между которыми расположены штрихи, состоящие из ареол, 25—30 в 10 мкм (рис. 4, *4*). В центре створки розетка ареол, окруженная бесструктурным кольцом. Ряды ареол одинарные, к краю створки переходящие в двойные, реже тройные. Нижняя

поверхность ареол закрыта велумом (рис. 4, *4*). На загибе створки двугубый вырост и кольцо подпертых выростов (рис. 4, *2*). Каждое ребро заканчивается пальчатым соединительным шипом (рис. 4, *3*). Загиб створки из ареол, расположенных в радиальных рядах.

Один из доминирующих видов планктона Волги. Массовое развитие наблюдается весной и осенью. В Горьковском водохранилище были зарегистрированы максимальные численность (21.8 млн кл./л) и биомасса (34.8 г/м^3) в июне 1970 г. при температуре воды 14.2° и pH 8.05.

5. *Stephanodiscus skabitschevskyi* Popovsk.

Поповская, 1966 : 39, рис. 1—9.

Клетки одиночные. Створки круглые, грубые, с сильно выпуклой центральной частью, 10—17 мкм в диам. (рис. 4, *6—8*). Структура створок из радиальных ребер, 6—10 в 10 мкм, между которыми находятся штрихи, состоящие из ареол, 16—20 в 10 мкм. Нижняя поверхность ареол закрыта велумом (рис. 4, *9*). В центре створки ареолы расположены беспорядочно. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные или тройные. Ребра заканчиваются шипами. Вероятно, имеется и кольцо краевых подпертых выростов, но они на электронных микрофотографиях не видны вследствие сильной окремнелости створки.

В Волге встречается редко, весной.

6. *Stephanodiscus alpinus* Hust.

Hustedt in: Huber-Pestalozzi, 1942 : 412, fig. 508.

Клетки одиночные. Створки слегка концентрически-волнистые, 16—17 мкм в диам. (рис. 5, *1—2*, см. вклейку). Структура створок из радиальных ребер, 8—11 в 10 мкм, между которыми находятся штрихи, состоящие из крупных ареол, 20—25 в 10 мкм. В центре створки ареолы расположены беспорядочно. Ряды ареол одинарные или переходящие у самого края створки в двойные. Все ребра заканчиваются шипами.

Вид занимает промежуточное положение между *S. astraea* (Ehr.) Grun. и *S. skabitschevkyi* Popovsk. и его таксономическая самостоятельность требует проверки.

Единичные нахождения в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах весной.

7. *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust.

Клетки одиночные. Створки круглые, сильно концентрически-волнистые, 6.5—37 мкм в диам. Структура створок из радиальных ребер, 9—17 в 10 мкм, между которыми находятся штрихи, состоящие из ареол, 25—40 в 10 мкм. В центре створки ареолы образуют радиально расходящиеся ряды, или расположены беспорядочно, или сгруппированы в розетку, окруженную бесструктурным кольцом. Центральные ареолы крупные, однорядные. Расположенные по периферии более мелкие сближенные многорядные ареолы в световом микроскопе выглядят как гладкие «ребрышки». На крупных клетках в СМ удается рассмотреть сдвоенность ареол перед «ребрышками» (рис. 5, *5*). На створке от 1 до 17 подпертых выростов. На загибе створки один двугубый вырост и кольцо подпертых выростов. Короткие шипы отходят не от каждого ребра.

В отличие от других видов этого рода у *S. dubius* ребра продолжаются и на загиб створки, доходя до самого ее края.

ssp. *dubius*.

Скабичевский, 1974 : 119, рис. *а*, *б*; Cleve-Euler, 1951 : 52, fig. 69, *a—c*; Hustedt, 1930 : 367, fig. 192.

Створки 7.1—37 мкм в диам. (рис. 5, *3—7*), ребер 9—12 (14), ареол 25—35 в 10 мкм. Центр створки с радиально расходящимися рядами ареол или с розеткой, окруженной бесструктурным кольцом. Число подпертых выростов на створке варьирует от 1 до 17 (рис. 5, *8*).

Волга и ее бассейн. Часто. Наиболее обилен в Иваньковском водохранилище, Каме и Оке. Найден в оз. Севан, Пертозере (Карелия), Валдайском оз., Пестовском водохранилище.

ssp. *dispersus* (A. Cl.) Skabitsch.

Скабичевский, 1974 : 119, рис. *в*; Cleve-Euler, 1951 : 53, fig. 69, *d—g*.

Створки 6.5—12.5 мкм в диам. (рис. 6, *1—4*, см. вклейку). Ребер 12—17, ареол 30—40 в 10 мкм (рис. 6, *5*, *6*). В центре створки ареолы расположены беспорядочно. Число подпертых выростов на створке не превышает двух.

Волга и ее бассейн. Встречается реже типовой формы. Найден также в оз. Севан и Пертозере, р. Каме.

ЛИТЕРАТУРА

Б а л о н о в И. М., Г. В. К у з ь м и н. (1974). Методика подготовки кремниевых фрагментов водорослей к электронной микроскопии. Тез. докл. V конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана, 1. Ашхабад. — Б и р ю з о в а В. К., В. Л. Б о р о в я г и н, В. П. Г и л е в, Н. А. К и с е л е в, А. С. Т и х о н е н к о, Ю. С. Ч е н ц о в. (1963). Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов. М. — К у з ь м и н Г. В., И. В. М а к а р о в а, Л. И. В о л о ш к о. (1970). О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. Гидробиол. ж., 6, 3. — К у з ь м и н Г. В., С. И. Г е н к а л. (1977). Новая для СССР планктонная диатомея *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman. Гидробиол. ж., 13, 2. — М а к а р о в а И. В., Г. В. К у з ь м и н, Л. П. Р я б к о в а. (1976). Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 13. — П о п о в с к а я Г. И. (1966). Новый вид рода *Stephanodiscus* Ehr. Нов. сист. низш. раст., 3. — Р о с с о л и м о Л. Л. (1975). Антропогенное эвтрофирование водоемов. В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология, 2. М. — С к а б и ч е в с к и й А. П. (1974). Популяции *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust. в Новосибирском водохранилище. В кн.: Водные и наземные сообщества низших растений Сибири. Новосибирск. — C l e v e P. T., A. G r u n o w. (1880). Beiträge zur Kenntniss der Arctischen Diatomeen. Svensk. Vet. Akad. Handl., 17, 2. — C l e v e - E u l e r A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1, 1. — D u t h i e H. C., M. R. S r e e n i v a s a. (1971). Evidence for the eutrophication of Lake Ontario from the sedimentary diatom succession. Proc. 14-th Conf. Great Lakes Res., Toronto. — H a k a n s s o n H. (1976). Die struktur und Taxonomie einiger Stephanodiscus-Arten aus eutrophen Seen Südschwedens. Bot. notis., 129, 1. — H u b e r - P e s t a l o z z i G. (1942). Das Phytoplankton des Süsswassers. In: Thienemann's Binnengewasser. 16, 2, 2. — H u s t e d t F. (1927—1930). Die Kieselalgen. 1. In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreichs und der Schweiz, VII. Leipzig. — K r i e g e r W. (1927). Zur Biologia des Flussplanktons. Pflanzenforschung, 10. — K ü t z i n g F. T. (1884). Die Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen. — N a l e w a j k o C. (1966). Composition of Phytoplankton in Surface Waters of Lake Ontario. J. Fisheries Res. Board. Can., 23, 11. — R o u n d F. E. (1972). *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieger or *Melosira binderana* Kütz. Phycologia, 11. — S c h m i d t A. (1901). Atlas der Diatomaceenkunde. Aschersleben—Leipzig. — V a n H e u r c k H. (1882). Synopsis des diatomées de Belgique. Anvers.

Институт биологии
внутренних вод АН СССР,
Борок.

Получено 26 VII 1977.

S U M M A R Y

The author gives an account of the results of the electronical-microscopic and light-optical study of the species *Stephanodiscus* Ehr. New data on the frustule ultrastructure are given, the diagnosis are defined more precisely.

УДК 634.0.232.4 : 711.582.5 : 001.2

С. Н. Савицкая

О РЕКРЕАЦИОННОЙ ДЕГРАДАЦИИ ПРИГОРОДНЫХ ЛЕСОВ

S. N. SAWITSKAYA. ON THE RECREATIONAL DEGRADATION OF SUBURBAN FORESTS

Изучалось влияние высоких рекреационных нагрузок на лесную растительность пригородной зоны Ленинграда. Выявлена деградация всех ярусов растительности, зависящая от степени нагрузки и типа лесных биогеоценозов.

Огромная рекреационная нагрузка на пригородные леса Ленинграда требует изучения прямого воздействия человека на лесную среду и разработки методов сохранения природных ландшафтов.

На территории Карельского перешейка, например, доля площади деградированного леса составляет 1% от его общей площади (Чертов, Шаповалова-Савицкая, 1976). Наиболее очевидным воздействием отдыхающих на лесной биогеоценоз является вытаптывание, его следствие — изменения почвы и растительности.

Начало изучению деградации лесов, подобной рекреационной деградации, положил в СССР П. К. Фальковский (1929). Исследуя влияние выпаса скота на состояние дубрав, он впервые выделил четыре стадии деградации дубрав. В дальнейшем Р. С. Карписонова (1967) и Н. С. Казанская (1972) в рекреационных лесах Подмосковья выделили пять стадий деградации, взяв за основу изменение растительности.

Отрицательным последствием рекреационного использования леса является вытаптывание, которое приводит к уплотнению верхних горизонтов почвы (Зеликов, Пшоннова, 1961) и как следствие — к изменению растительности (Казанская, Ланина, 1975). На песчаных почвах приморских дюн крайней степенью деградации являются полное уничтожение почвенного покрова и возобновление процессов ветровой эрозии (Чертов 1969). Впрочем эффект уплотнения не всегда негативен. Нидерландский ученый Х. Д. Ван Леувен (Leeuwen, 1975) считает, что вытаптывание может иметь иногда положительный эффект, так как некоторые виды растений для лучшего роста нуждаются в определенной степени уплотнения почв.

Наше исследование является частью работ, проводимых по общей программе и методике в Ленинградском научно-исследовательском институте лесного хозяйства (ЛенНИИЛХ) в отделе лесоводства и лесного почвоведения. Цель этого исследования состоит в разработке мероприятий, сохраняющих и повышающих санитарно-гигиеническую и рекреационную роль зеленой зоны Ленинграда. Объектами были наиболее типичные сосняки и ельники, используемые для рекреации. Это — сосняки вересково-лишайниковые, произрастающие близ пос. Серово в Курортном парклесхозе, сосняки чернично-брусничные — в районе оз. Красавица в Рощинском лесхозе, ельники кисличные около пос. Сиверская в Сиверском лесхозе, ельники черничные около пос. Вырица в Вырицком лесхозе (табл. 1).

В результате сопоставления стадий деградации, выделенных Фальковским (1929), Карписоновой (1967) и Казанской (1972), мы установили, что

ТАБЛИЦА 1

Характеристика объектов исследования

Пробная площадь	Возраст, лет	Сомкнутость древесного яруса, %	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Класс бонитета	Сумма площадей сечений, м²/га	Запас древостоя, м³/га	Вытоптанность площади, %	Средняя рекреационная нагрузка, чел/час/га	Стадия деградации
Ельник кисличный на моренных суглинках дренированных равнин										
Контроль 1	100	75	36	30	I	34	411	—	—	—
2	100	70	30	28	I	28	346	7	1	I
3	100	60	30	28	I	24	297	15	12	II
Ельник черничный на двучленных наносах недостаточно дренированных равнин										
Контроль 4	80	75	27	23	II	27	237	—	—	—
5	80	70	29	23	II	26	278	6	1	I
6	80	60	28	22	II	22	226	50	14	III
Сосняк вересково-лишайниковый на флювиогляциальных песках										
Контроль 7	100	60	27	20	III	25	190	—	—	—
8	100	60	29	20	III	21	203	7	1	I
9	100	50	27	18	IV	17	150	50	16	III
Сосняк чернично-брусничный на флювиогляциальных песках										
Контроль 10	100	75	29	21	III	29	273	—	—	—
11	90	70	28	19	III	26	222	5	1	I
12	90	60	26	18	IV	20	179	99	21	IV

процесс деградации леса в различных древостоях имеет общие черты, а именно — нарушение древостоя начинается с появлением тропинок, являющихся первым признаком начала распада древостоя, затем древостой разделяется на отдельные биогруппы, отграниченные тропинками и полянами, и, наконец, древостой деградирует полностью, при этом исчезают подлесок, подрост, напочвенный покров. Можно различать четыре стадии деградации, где основным показателем является степень вытоптанности площади (процент площади, лишенный напочвенного покрова):

I стадия — малонарушенное состояние: появляются тропинки, площадь которых не более 10%;

II стадия — нарушенное состояние: древостой распадается на отдельные биогруппы, ограниченные тропинками и полянами, вытоптанность площади до 25%;

III стадия— сильно нарушенное состояние: сохраняется небольшое число куртин подроста, подлесок отсутствует, вытоптанность площади до 50%;

IV стадия — полная деградация: отсутствуют подрост, подлесок, в напочвенном покрове сохраняются пятна сорняков, вытоптанность площади до 100%.

Было заложено 8 парных пробных площадей в типах леса, которые особенно часто используются для рекреации. В каждой паре состояние одной площади почти не нарушено, а состояние второй площади нарушено в различной степени. В зоне рекреационных лесов нам не удалось отыскать ненарушенные площади, которые могли бы послужить контролем к парным площадям, поэтому в качестве контроля мы использовали характеристики типов леса, полученные в результате статистической обработки 4—6 описаний растительности и аналитических признаков почвы. Описания были сделаны в ходе лесотипологического исследования, выполненного

для Ленинградской области, в том числе и для Карельского перешейка, в отделе лесоводства и лесного почвоведения в ЛенНИИЛХ.

Исследование было начато с закладки серии прикопок, на основании которых определяли степень однородности участка и примерное соотношение в процентах различных почвенных разновидностей, присущих данному местообитанию. Если основная (преобладающая по площади) почвенная разновидность превышала 60% площади, то участок считался пригодным. Он более полно характеризовался разрезом глубиной 100 см. Описывали морфологические признаки почвы по горизонтам и отбирали образцы для анализов. Кроме этого, брали один смешанный образец подстилки, составленный из 30 проб, и один смешанный образец горизонта A_1, составленный из 5 проб.

При аналитической обработке почвы углерод и азот определяли методом Анстена в модификации Пономаревой и Николаевой (1961), pH — на потенциометре ЛПМ-60М, сумму обменных оснований — трилонометрически по ускоренной методике (Ильковская, Коновалова, 1975). Гидролитическую кислотность определяли по Каппену с потенциометрическим окончанием (модификация Ленинградской областной агрохимической лаборатории).

При описании древостоя учитывали сумму площадей сечений, средний диаметр, среднюю высоту, число деревьев на 1 га, запас древостоя. Учет механических повреждений древостоя проводили в конце августа 1975—1976 гг. Механические повреждения были разделены на четыре категории: 1 — крупные повреждения (их ширина 10 см и более, длина 50 см и более), 2 — средние повреждения (ширина 5—10, длина 20—50 см), 3 — мелкие повреждения (ширина до 5, длина до 20 см), 4 — зарубы — узкие повреждения, сделанные топором.

Для изучения состояния ассимиляционного аппарата, т. е. хвои, производили морфоанатомический и листовой анализы. При этом использовали опыт подобных исследований (Höhne, 1963, 1964; Смирнов 1964; Дыренков, 1967). На пробных площадях образцы хвои брали с 5 деревьев средних ступеней толщины. С каждого дерева отбирали два средних образца хвои из верхней части кроны, составленные из хвои 25 годичных побегов. Средний образец делили на три части. Первую использовали для определения содержания в хвое воды и установления веса 1000 хвоинок. Для этого хвою высушивали до абсолютно сухого состояния при 105° С. Вторая часть предназначалась для сравнительных морфоанатомических анализов. Ее фиксировали в смеси Гаммалунда по М. Н. Прозиной (1960). Линейные размеры хвои по фиксированным образцам определяли в камеральный период с помощью окулярного микрометра лупы МБС-1. Полную поверхность хвои ели, имеющей ромбическое сечение, определяли по формуле Л. А. Иванова (1925)

$$S = 2\sqrt{a^2 + b^2}\, l,$$

где a и b — диагонали ромба, l — длина хвои.

Поперечное сечение хвои сосны более сложно, чем у других хвойных пород, а боковая образующая линия по длине хвоинки имеет криволинейную форму, поэтому выбор стереометрических формул для изучения поверхности сосновой хвои имеет определенные трудности. Для определения ассимилирующей поверхности хвои сосны обыкновенной мы выбрали формулу Иванова (1925)

$$s = \pi l r,$$

где l — длина хвои, r — радиус сечения на ее середине.

Методика определения содержания основных элементов питания в хвое была следующей. Мокрое озоление абсолютно сухого растительного материала тонко растертой хвои производили по методу К. Е. Гинзбург и Г. М. Щегловой (1960), азот определяли по Кьельдалю, фосфор — фотоколориметрическим методом на ФЭК-56М, калий и кальций — на пламенном фотометре. Повторность определения трехкратная.

ТАБЛИЦА 2

Характеристика кислотно-основных свойств почвы

Пробная площадь	Генетический горизонт	Глубина взятия образцов, см	pH		Гидролитическая кислотность, мг-экв на 100 г почвы	Сумма обменных оснований, мг-экв на 100 г почвы	Степень насыщенности основаниями, %	N, %	C : N, %
			солевой	водный					
			Ельник кисличный						
1	A_0	0—3	—	—	—	24.7	—	—	25.8
	A_1	4—15	—	6.43	13.62	3.1	18.5	—	—
	A_2	16—38	—	—	—	—	—	—	—
	B	39—79	—	6.58	4.92	1.9	27.9	—	—
	C	80—100	—	7.01	1.94	1.8	48.2	—	—
2	A_0	0—3	4.30	4.83	57.30	38.22	40.0	0.89	35.3
	A_1	4—6	4.05	4.61	27.80	21.84	44.0	—	—
	A_2B	7—11	3.90	4.44	9.04	1.95	17.2	—	—
	B_1	12—39	4.10	4.44	4.71	1.40	23.0	—	—
	B_2	40—56	4.25	4.52	1.56	1.56	50.0	—	—
	C	57—100	3.90	4.74	3.63	2.34	39.2	—	—
3	A_0	0—2	4.15	4.84	25.60	19.50	44.2	0.26	56.5
	A_1A_2	3—4	4.11	5.03	11.70	3.74	24.2	—	—
	A_2B_1	5—10	3.96	4.68	5.37	2.34	30.2	—	—
	B_1	11—18	4.20	4.68	4.71	1.56	24.9	—	—
	B_2	19—50	4.26	4.52	3.79	1.09	22.3	—	—
	C	51—100	3.81	4.74	3.05	7.49	71.0	—	—
			Ельник черничный						
4	A_0	0—4	—	6.45	65.30	19.2	22.7	—	25.8
	A_1	5—17	—	6.34	16.56	1.4	7.8	—	—
	B	18—42	—	—	—	0.6	—	—	—
	BC	43—86	—	—	—	—	—	—	—
	C	87—100	—	6.84	2.80	0.4	12.5	—	—
5	A_0	0—3	3.75	4.72	72.80	39.0	34.9	0.97	47.7
	A_1	4—7	2.85	3.84	34.60	17.16	33.2	—	—
	A_1A_2	8—11	3.0	3.51	6.10	2.96	32.7	—	—
	A_2	12—17	3.45	3.95	10.06	1.25	11.0	—	—
	A_2B	18—26	3.85	4.20	7.59	2.34	23.6	—	—
	B	27—40	4.30	4.31	4.11	2.86	49.1	—	—
	C	41—100	3.85	4.54	3.63	2.80	43.5	—	—
6	A_0A_1	0—3	3.00	3.64	32.60	5.20	54.4	0.30	98.5
	A_1A_2	4—5	3.05	3.88	9.42	1.72	15.4	—	—
	A_2	6—10	3.30	3.91	4.92	1.40	22.2	—	—
	A_2B	11—35	4.35	4.52	5.85	1.56	21.0	—	—
	B	36—100	4.05	4.75	5.71	2.96	44.4	—	—
			Сосняк вересково-лишайниковый						
7	A_0	0—4	—	6.61	46.1	17.5	27.0	—	34.2
	A_1A_2	5—7	—	6.86	5.36	1.0	15.7	—	—
	B_h	8—35	—	—	—	0.3	—	—	—
	BC	36—54	—	7.57	0.58	0.3	21.8	—	—
	C	55—100	—	—	—	—	—	—	—
8	A_0	0—3	3.40	4.31	71.10	20.28	22.2	0.67	44.3
	A_1	4—5	3.10	3.84	34.60	8.58	19.9	—	—
	A_2	6—7	3.30	4.02	13.62	1.95	12.5	—	—
	B_1	8—14	4.30	4.72	5.73	1.25	17.9	—	—
	B_2	15—29	4.75	4.95	2.35	1.56	62.2	—	—
	BC	30—100	5.05	5.10	1.23	1.72	58.3	—	—
9	A_0A_1	0—2	3.41	4.33	58.50	17.16	22.7	0.28	82.1
	A_1A_2	3—5	3.45	4.25	9.42	2.49	20.9	—	—
	B_1	6—8	3.95	4.98	7.28	1.40	16.1	—	—
	B_2	9—28	4.60	4.94	3.79	1.25	24.8	—	—
	BC	29—100	4.70	5.27	1.28	1.09	46.0	—	—

Пробная площадь	Генетический горизонт	Глубина взятия образцов, см	pH		Гидролитическая кислотность, мг-экв на 100 г почвы	Сумма обменных оснований, мг-экв на 100 г почвы	Степень насыщенности основаниями, %	N, %	C : N, %
			солевой	водный					
				Сосняк чернично-брусничный					
10	A_0	0—7	—	6.73	35.6	15.7	30.7	—	35.1
	A_1	8—12	—	—	—	—	—	—	—
	A_1A_2	13—16	—	6.89	5.04	0.9	15.2	—	—
	A_2	17—24	—	—	—	—	—	—	—
	B_h	25—53	—	—	—	—	—	—	—
	B_2	54—80	—	—	—	—	—	—	—
	C	81—100	—	7.35	0.93	0.4	30.1	—	—
11	A_0	0—3	3.40	4.35	56.10	22.10	28.3	0.83	41.8
	A_1	4—6	3.45	4.41	22.40	7.02	23.9	—	—
	A_1A_2	7—8	3.51	4.35	10.96	2.73	19.9	—	—
	A_2B	9—11	4.35	4.93	5.98	2.03	25.3	—	—
	B	12—36	4.45	5.04	3.05	1.25	31.5	—	—
	C	37—100	4.90	5.33	0.83	1.25	60.1	—	—
12	A_0A_1	0—2	3.50	4.62	37.90	10.92	22.4	0.21	85.7
	A_2	3—5	3.45	4.41	6.10	2.49	29.0	—	—
	A_2B	6—51	4.75	5.04	3.41	1.40	34.2	—	—
	C	52—100	4.85	5.22	1.23	1.25	50.4	—	—

Численность подроста определяли на 20 площадках 2×2 м, на которых изучали травяно-кустарничковый и моховой ярусы. Проективное покрытие нижних ярусов определяли на 20 учетных площадках 1×1 м отдельно по видам растений и в целом по ярусам с использованием методики Л. Г. Раменского (1937, 1938). Расчеты показали, что для большинства сообществ ожидаемая точность определения проективного покрытия яруса составляет 5—10%, точность определения отдельных видов 10—30%.

Определение запаса фитомассы надземной части напочвенного покрова производили методом укосных площадок. На пробных площадях по диагонали закладывали 30 площадок 25×25 см с учетом «островков» вокруг деревьев в период наибольшего накопления фитомассы растениями напочвенного покрова (конец июля). Укосы разбирали по видам, затем определяли их вес в абсолютно сухом состоянии. При изучении растений напочвенного покрова выделяли группы по глубине проникновения корней и ризоидов (Никитин, 1965); ризоидоподстилочные (2—5 см), корнеподстилочные (5—8 см), поверхностно-корневые (10—15 см), почвенно-корневые (20—30 см).

Вытоптанность территории определяли путем закладки 20 учетных площадок 4×4 м по диагонали площади.

Рекреационную нагрузку исследуемых участков определяли в сезон наивысшей посещаемости (летние месяцы) по методике Казанской с соавторами (1973).

Под влиянием рекреационного использования изменения происходят прежде всего в почве. Уменьшается мощность подстилки, в подстилке уменьшается количество азота, значительно расширяется отношение углерода к азоту. Из верхних горизонтов почвы вымываются основания, снижается емкость обмена. Все это связано с потерей органического вещества. Таким образом, наблюдается деградация аккумулятивной части почвенного профиля (табл. 2).

Механические повреждения древостоя наиболее часто отмечаются в местах неорганизованного отдыха, особенно у водоемов. Повреждаются обычно доступные для людей нижние части ствола, в зоне от шейки корня до высоты 3.0 м, в районе пионерских лагерей — до 2.0 м. Это приводит к ухудшению состояния ассимиляционного аппарата (табл. 3). Так,

ТАБЛИЦА 3

Состояние ассимиляционного аппарата древесного яруса

Пробная площадь	Средняя длина однолетних побегов, мм	Средняя длина хвои однолетних побегов, мм	Средняя площадь поверхности хвои, мм²	Средний вес 1000 хвоинок, г
		Ельник кисличный		
3	26±4.3	14±0.5	43±0.5	8±1.4
2	42±1.8	19±0.6	50±6.6	9±0.6
		Ельник черничный		
6	27±2.0	13±1.1	45±4.6	9±1.0
5	35±3.0	14±0.3	56±1.4	10±0.4
		Сосняк верестково-лишайниковый		
9	22±0.2	33±1.6	8±0.6	14±1.8
8	30±2.1	41±2.0	10±1.8	19±1.7
		Сосняк чернично-брусничный		
12	23±2.4	28±2.9	6±0.6	15±2.0
11	30±3.9	40±3.2	8±0.9	28±6.5

ТАБЛИЦА 4

Содержание основных элементов минерального питания в хвое однолетних побегов, в % от абсолютно сухого веса

Пробная площадь	Азот		Фосфор		Калий		Кальций	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976
				Ельник кисличный				
3	1.37	1.33	0.18	0.17	0.75	0.73	0.40	0.37
2	1.49	1.46	0.18	0.18	0.76	0.77	0.56	0.54
				Ельник черничный				
6	1.31	1.29	0.14	0.11	0.70	0.68	0.37	0.32
5	1.42	1.40	0.13	0.13	0.77	0.75	0.52	0.49
				Сосняк вересково-лишайниковый				
9	1.24	1.22	0.10	0.10	0.58	0.52	0.20	0.19
8	1.28	1.26	0.12	0.12	0.63	0.59	0.28	0.27
				Сосняк чернично-брусничный				
12	1.34	1.25	0.12	0.07	0.60	0.51	0.20	0.18
11	1.37	1.31	0.13	0.11	0.68	0.66	0.32	0.31

ТАБЛИЦА 5

Уменьшение содержания основных элементов минерального питания (в %) в хвое однолетних побегов нарушенных древостоев по сравнению с малонарушенными древостоями

Пробная площадь	Азот		Фосфор		Калий		Кальций	
	1975	1976	1975	1976	1975	1976	1975	1976
3	8.0	8.9	0	5.5	1.3	5.1	28.6	31.5
6	7.7	7.8	6.5	15.4	8.1	8.1	28.8	34.7
9	3.1	3.2	16.7	16.7	7.9	11.9	28.6	29.6
12	2.2	4.6	7.6	36.4	11.2	22.7	37.5	41.9

ТАБЛИЦА 6

Характеристика нижних ярусов растительности

Пробная площадь	Освещенность, в % к открытому месту	Проективное покрытие, %		Число видов	Запас фитомассы, кг/га
		травяно-кустарничкового яруса	мохово-лишайникового яруса		
Ельник кисличный					
Контроль 1	—	39	29	34	—
2	6	42	30	30	156
3	23	56	28	46	366
Ельник черничный					
Контроль 4	—	43	59	29	—
5	13	53	58	16	373
6	26	27	26	12	158
Сосняк вересково-лишайниковый					
Контроль 7	—	13	78	18	—
8	37	24	73	10	1279
9	51	10	18	8	195
Сосняк чернично-брусничный					
Контроль 10	—	17	90	18	—
11	31	20	87	13	1052
12	59	5	3	7	76

ТАБЛИЦА 7

Изменение видового состава нижних ярусов в ельниках в связи с различными рекреационными нагрузками

Группы растений, выделенные по глубине проникновения корневых систем	Ельник кисличный			Ельник черничный		
	пробная площадь 3		пробная площадь 2	пробная площадь 6		пробная площадь 5
	площадь между деревьями	островки у стволов		площадь между деревьями	островки у стволов	
Ризоидоподстилочные						
Lycopodium annotinum L.	—	—	sp.	—	—	—
Polytrichum commune L.	sp.	—	cop.	—	—	sp.
Dicranum undulatum B., Sch., G.	sp.	—	cop.	sol.	sp.	sp.
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitt.	sp.	cop.	cop.	sol.	sp.	cop.
Общая надземная фитомасса, кг/га	16.0	21.0	16.0	10.0	7.0	92.0
Корнеподстилочные						
Vaccinium myrtillus L.	cop.	cop.	cop.	sol.	sp.	cop.
Oxalis acetosella L.	cop.	cop.	cop.	—	—	cop.
Maianthemum bifolium L.	cop.	cop.	cop.	sol.	sp.	cop.
Anemone nemorosa L.	cop.	cop.	cop.	—	—	—
Trientalis europaea L.	sp.	cop.	cop.	sol.	sp.	cop.
Paris quadrifolia L.	sp.	—	sp.	—	sp.	—
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newm.	sol.	—	sp.	—	—	—
Vaccinium vitis-idaea L.	sol.	—	sp.	—	sp.	cop.
Equisetum sylvaticum L.	sp.	—	sp.	—	—	—
Dryopteris filix-mas (L.) Schott	sp.	—	—	—	—	sp.
Общая надземная фитомасса, кг/га	201.0	80.0	104.0	63.0	74.0	264.0

Группы растений, выделенные по глубине проникновения корневых систем	Ельник кисличный			Ельник черничный		
	пробная площадь 3		пробная площадь 2	пробная площадь 6		пробная площадь 5
	площадь между деревьями	островки у стволов		площадь между деревьями	островки у стволов	
Поверхностно-корневые						
Veronica chamaedrys L.	sp.	—	sol.	—	—	—
Rubus saxatilis L.	sp.	—	sol.	—	—	—
Melampyrum pratense L.	sp.	—	sol.	sol.	—	sol.
Solidago virgaurea L.	sp.	—	sol.	—	—	—
Convallaria majalis L.	sol.	—	—	—	—	—
Athyrium filix-femina (L.) Roth	sol.	—	—	—	—	—
Stellaria nemorum L.	cop.	—	—	—	—	—
Viola canina L.	sp.	—	—	—	—	—
Lamiastrum galeobdolon (L.) Ehrend. et Pol.	sp.	—	—	—	—	—
Fragaria vesca L.	sp.	—	—	—	—	—
Aegopodium podagraria L.	cop.	—	—	—	—	—
Luzula pilosa (L.) Willd.	cop.	—	—	—	—	sol.
Общая надземная фитомасса, кг/га	25.0	—	21.0	0.5	—	9.0
Почвенно-корневые						
Hypericum perforatum L.	cop.	—	sol.	—	—	—
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	cop.	sp.	sol.	sol.	—	sol.
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	cop.	—	—			
Poa annua L.	cop.	—	—	sol.	—	—
Plantago major L.	—	—	—	sol.	—	—
Общая надземная фитомасса, кг/га	17.0	6.0	15.0	3.0	0.1	8.0
Надземная фитомасса всех групп, кг/га	259.0	107.0	156.0	76.5	81.1	373.0

ТАБЛИЦА 8

Изменение видового состава нижних ярусов в сосняках с различными рекреационными нагрузками

Группы растений, выделенные по глубине проникновения корневых систем	Сосняк вересково-лишайниковый			Сосняк чернично-брусничный		
	пробная площадь 9		пробная площадь 8	пробная площадь 12		пробная площадь 11
	площадь между деревьями	островки у стволов		площадь между деревьями	островки у стволов	
Ризоидоподстилочные						
Rhytidiadelphus triquetrus L.	—	—	—	—	—	sp.
Cetraria islandica (L.) Ach.	—	—	—	—	—	sp.
Cladonia rangiferina (L.) Web.	—	—	cop.	—	—	sp.
Polytrichum commune L.	—	—	—	—	—	sol.
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitt.	—	sol.	sp.	—	sol.	sp.
Dicranum undulatum B., Sch., G.	—	sol.	sp.	—	sol.	cop.
Общая надземная фитомасса, кг/га	—	40.0	105.0	—	33.0	380.0
Корнеподстилочные						
Vaccinium vitis-idaea L.	—	sol.	cop.	—	sol.	cop.
V. myrtillus L.	—	sol.	sp.	—	sol.	sp.
Общая надземная фитомасса, кг/га	—	110.0	1055.0	—	35.0	543.0

Группы растений, выделенные по глубине проникновения корневых систем	Сосняк вересково-лишайниковый			Сосняк чернично-брусничный		
	пробная площадь 9		пробная площадь 8	пробная площадь 12		пробная площадь 11
	площадь между деревьями	островки у стволов		площадь между деревьями	островки у стволов	
Поверхностно-корневые						
Calluna vulgaris (L.) Hill	—	sol.	cop.	—	—	cop.
Solidago virgaurea L.	—	—	—	—	—	sol.
Melampyrum pratense L.	—	—	sp.	—	—	sol.
Luzula pilosa (L.) Willd.	—	—	sp.	—	—	—
Общая надземная фитомасса, кг/га	—	26.0	106.0	—	—	107.0
Почвенно-корневые						
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	—	—	sol.	—	sol.	sol.
Lerchenfeldia flexuosa (L.) Schur	sp.	—	sol.	sol.	sol.	sol.
Poa annua L.	sp.	—	—	sol.	—	—
Trifolium medium L.	sp.	—	—	—	—	—
Общая надземная фитомасса, кг/га	19.0	—	13.0	1.0	7.0	22.0
Надземная фитомасса всех групп растений, кг/га	19.0	176.0	1279.0	1.0	75.0	1052.0

Примечание. Латинские названия даны по «Флоре средней части Европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964) и «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX)» С. К. Черепанова (1973). Редуцированная шкала обилия по Друде; sol. — единично, sp. — редко, cop. — обильно.

в сосняке чернично-брусничном последней стадии деградации вес хвои уменьшается в 1.8 раза, а ассимилирующая поверхность хвои — в 1.3 раза.

Уменьшается содержание основных элементов минерального питания в хвое однолетних побегов, взятых из верхней части кроны в нарушенных древостоях по сравнению с малонарушенными. Особенно заметно снижение содержания кальция в хвое (табл. 4, 5).

Изреживание древесного яруса вызывает увеличение освещенности под пологом леса (табл. 6), что в сочетании с различными нагрузками сказывается на состоянии нижних ярусов растительности (табл. 7, 8).

В ельнике кисличном на II стадии деградации происходит увеличение числа видов травянистых растений и запаса фитомассы по сравнению с I стадией деградации. Оно вызвано разрастанием светолюбивых видов растений, таких как *Poa annua*, *Lerchenfeldia flexuosa*, *Luzula pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Hypericum perforatum*, т. е. наблюдается процесс олуговения. Здесь еще присутствуют все группы растений, выделенные по глубине проникновения корневых систем (по С. А. Никитину), характерные для данного типа леса.

На II стадии деградации в ельнике черничном сохраняются лишь почвенно-корневые, в том числе заносные (*Plantago major*, *Poa annua*, *Calamagrostis epigeios*), а у стволов деревьев — единично растения других групп, характерных для данного типа леса.

На IV стадии деградации в сосняке чернично-брусничном все виды травяно-кустарничкового яруса сохраняются только у стволов деревьев. Изменения показателей стадий рекреационной деградации приведены в табл. 9, 10.

При рекреационной нагрузке 12 чел./час/га в ельнике кисличном древостой распадается на биогруппы, что уже означает переход границ устой-

ТАБЛИЦА 9

Изменение показателей по стадиям деградации (сравнение с контролем)

Показатель, %	Ельник кисличный		Ельник черничный		Сосняк вересково-лишайниковый		Сосняк чернично-брусничный	
	I/к	II/к	I/к	III/к	I/к	III/к	I/к	IV/к
Мощность подстилки	0	—33	—25	—75	—25	—60	—43	—86
Сумма обменных оснований в подстилке	+16	—21	+20	—74	—18	—16	+14	—30
Соотношение C : N в подстилке	+14	+22	+18	+38	+13	+16	+12	+25
Средний диаметр древостоя	—17	—17	+7	+4	+7	0	—4	—10
Средняя высота древостоя	—7	—7	—4	—4	—10	—10	—10	—14
Запас древостоя	—15	—19	—3	—7	—11	—26	—3	—16
Число видов напочвенного покрова	—12	+13	—45	—59	—44	—55	—28	—61

Примечание. Здесь и в табл. 10: + увеличение, — уменьшение.

ТАБЛИЦА 10

Изменение некоторых показателей по стадиям рекреационной деградации (сравнение с I стадией)

Показатель, %	Ельник кисличный	Ельник черничный	Сосняк вересково-лишайниковый	Сосняк чернично-брусничный
	II/I	III/I	III/I	IV/I
Вес хвои	—9	—11	—29	—45
Поверхность хвои	—15	—19	—24	—32
Количество подроста	—75	—96	—96	Подрост отсутствует
Количество подлеска	—35	Подлесок отсутствует		
Надземная фитомасса напочвенного покрова	+57	—58	—85	—93

чивости к антропогенным воздействиям или, как иногда это называют, нижнего предела «антропотолерантности».

Таким образом, даже не имея сведений о динамичности нагрузок, можно все же утверждать, что для сохранения устойчивого состояния в ельнике кисличном рекреационные нагрузки должны быть меньше 12 чел./час/га. Сосновые леса на песчаных почвах более чувствительны к антропогенным воздействиям, чем ельники на суглинистых почвах. Здесь напочвенный покров исчезает без промежуточной фазы олуговения, поэтому для сохранения в устойчивом состоянии сосняков рекреационные нагрузки должны быть еще меньшими, чем в ельниках.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. На объектах исследования показателями рекреационной деградации являются выбитость площади, кислотно-основные свойства почвы, содержание азота в подстилке, состояние нижних ярусов растительности, механические повреждения древостоя, состояние ассимиляционного аппарата древостоя.

2. Темпы, степень деградации зависят от рекреационных нагрузок и специфичного для разных типов биогеоценозов «иммунитета» или «антропотолерантности».

3. Результаты данной работы подтверждают, что основой для мер по предотвращению рекреационной деградации пригородных лесов должны стать функциональное зонирование лесных массивов с учетом вида отдыха или иного использования и типа леса и дифференцированный подход к каждой выделенной зоне в организации и проведении лесохозяйственных и прочих мероприятий (Дыренков, Савицкая, 1977).

4. Для восстановления деградированных лесов нами также предлагается способ изъятия из пользования (консервации) территорий площадью до 50 кв. м.

ЛИТЕРАТУРА

Гинзбург К. Е., Г. М. Щеглова. (1960). Определение азота, фосфора, калия в растительном материале из одной навески. Почвоведение, 5. — Дыренков С. А. (1967). К изучению полиморфности хвои ели обыкновенной (*Picea abies* Karst.) в подзоне средней тайги. Сб. научн.-исслед. работ по лесному хозяйству, XI. Л. — Дыренков С. А., С. Н. Савицкая. (1977). Функциональное расчленение территории лесного массива в рекреационных целях. В кн.: Тез. докл. I Всес. совещ. по проблеме районирования лесного фонда СССР. Красноярск. — Зеликов В. Д., В. Г. Пшоннова. (1961). Влияние уплотнения почвы на насаждения в лесопарках. Лесное хозяйство, 12. — Иванов Л. А. (1925). О водном режиме древесных пород зимою. Изв. Лесн. инст., 32. — Ильковская З. Г., А. С. Коновалова. (1975). Определение в почве обменных катионов, емкости поглощения гипса, карбонатов, серы, водно-растворимых веществ и подвижных соединений. В кн.: Агрохимические методы исследования почв. М. — Казанская Н. С. (1972). Изучение рекреационной дигрессии естественных группировок растительности. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Казанская Н. С., В. В. Ланина. (1975). Методика изучения влияния рекреационных нагрузок на древесные насаждения лесопаркового пояса г. Москвы в связи с вопросами организации территорий массового отдыха и туризма. — Казанская Н. С., В. В. Ланина, Н. Н. Марфенин. (1977). Рекреационные леса. — Казанская Н. С., Н. Н. Марфенин, И. А. Воробьев. (1973). Определение показателей рекреационной посещаемости и нагрузки. В кн.: Теоретические и прикладные исследования природных комплексов. М. — Карписонова Р. Л. (1967). Дубравы лесопарковой зоны г. Москвы. — Никитин С. А. (1965). Некоторые особенности биологии и произрастания лесных растений в лесопарковых условиях Серебряноборского лесничества. В кн.: Леса Подмосковья. М. — Пономарева В. В., Т. А. Николаева. (1961). Методы изучения органического вещества в торфяно-болотных почвах. Почвоведение, 5. — Прозина М. Н. (1960). Ботаническая микротехника. — Раменский Л. Г. (1937). Учет и описание растительности на основе проективного метода. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. — Смирнов В. В. (1964). Сезонный рост главнейших древесных пород. — Фальковский П. К. (1929). Исследование над влиянием пастьбы скота в дубравах Тростянецкого лесничества на рост и производительность леса. Тр. по лесному опытному делу Украины, 29. Харьков. — Чертов О. Г. (1969). Изменение химических свойств и гумусового состояния лесных почв при их деградации. Сб. научн.-исслед. работ по лесному хозяйству ЛенНИИЛХ, 12. — Чертов О. Г., С. Н. Шаповалова-Савицкая. (1976). О рекреационной деградации экосистем Карельского перешейка. Тез. докл. VII симпозиума «Биологические проблемы Севера». Петрозаводск. — Höhne H. (1963). Blattanalytische Untersuchungen an jungeren Fichtenbeständen. Archiv f. Forstwesen, 12, 4. — Höhne H. (1964). Der Einfluss der soziologischen Stellung der Fichte auf das Gewicht und Elementgehalt ihrer Nadeln. Archiv f. Forstwesen, 13, 8. — Van Lecuwen Chr. G. (1975). Some effects of outdoor recreation on plant life in natural areas and their control.

Ленинградский
научно-исследовательский институт
лесного хозяйства.

Получено 23 I 1978.

SUMMARY

The author studied the influence of the high recreational degradation on the forest vegetation in the suburban Leningrad district. It was exhibited the degradation of all the vegetational layers, depending on the loadings and forest biogeocoenosis types.

УДК 005 : 581.9 : 551.436 (282.2)

М. М. Иванова

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ВЕРХНЕАНГАРСКОЙ ДОЛИНЫ

M. M. IVANOVA. NEW AND RARE SPECIES IN FLORA OF UPPER ANGARA VALLEY

На основании материалов собственных исследований, а также учета ряда других коллекций приведено 54 вида растений, не известных ранее в северо-восточном Прибайкалье. Бо́льшая часть названных видов является редкими и встречается в одном или немногих изолированных пунктах.

С учетом растений, уже известных для исследуемого района, редкие виды составляют 18% флоры.

Рассмотрены ареалы редких видов. Бо́льшая часть редких видов находится в Верхнеангарской долине у северо-восточной и северной границ распространения.

Настоящая статья явилась результатом обработки гербария, собранного нами летом и в начале осени 1976 г. в Верхнеангарской долине и на склонах Северо-Муйского хребта близ строящегося тоннеля Байкало-Амурской магистрали. Кроме того, были просмотрены коллекции сотрудницы Лимнологического института СО АН СССР Г. Т. Граниной, материалы Гербария имени М. Г. Попова (в Иркутске) и частично — гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (в Ленинграде).

Обнаружены интересные растения, не известные ранее в северо-восточном Прибайкалье, а также несколько редких видов, имеющих в исследуемом районе изолированные местонахождения.

Для выяснения распространения этих растений в Центральной Сибири мы использовали, кроме литературных источников, материалы Гербария имени М. Г. Попова, критически пересмотренного сотрудниками Лаборатории флоры и растительных ресурсов Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР в связи с подготовкой монографии «Флора Центральной Сибири».

Гербарные образцы цитируются в географической последовательности пунктов сбора растений — от низовья р. Верхняя Ангара к ее верховью.

1. *Cystopteris sudetica* R. Br. et Milde. — Имеет циркумополярный дизъюнктивный ареал. В Центральной Сибири встречается под пологом темнохвойных лесов хамар-дабанского побережья Байкала, предгорий Восточного Саяна и изредка на восточном склоне Баргузинского хребта. После значительного перерыва, приходящегося на наиболее континентальные районы Забайкалья, растет на Дальнем Востоке. Наше местонахождение — наиболее восточное в Сибири.

Пос. Нижнеангарск, ключ Тошка, среди зарослей черной смородины, ольхи и берез, 9 IX 1976, № 2484, М. Иванова.

2. *Isoëtes echinospora* Durieu. — Растение мелководных водоемов с дизъюнктивным циркумполярным ареалом. В Центральной Сибири известно с оз. Фролиха на северо-восточном побережье Байкала (Попов, 1957), а также собрано в озерах Леприндо и Иван в Читинской обл. (Флора Забайкалья, 1966).

О. Ярки, мелководье Ангарского сора, 12 VII 1976, № 303, М. Иванова; оз. Кичерское, 1976, Г. Гранина; Северо-Муйский хребет, истоки р. Окусикан — левого притока р. Муякан, 1100 м над ур. м., в субальпийском поясе, на дне моренного озерка, 5 VIII 1976, № 1395, М. Иванова.

3. *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt. — Циркумполярное водное растение с дизъюнктивным ареалом. В Центральной Сибири известно из Прибайкалья (Малое море, р. Томпуда), а также из Читинской обл. (Ивано-Арахлейские озера).

Долина р. Верхняя Ангара у впадения р. Дзелинда, 17 VIII 1976, № 973, М. Иванова и З. Старовойтова; оз. Кичерское, 1975, Г. Гранина.

4. *Stipa confusa* (L.) Litv. — Распространен в Якутии и на Дальнем Востоке, замещая в этих районах южносибирский ковыль *S. sibirica* (L.) Lam. Находки в Верхнеангарской долине — одни из самых южных (имеются также сборы с горы Зарод на севере Читинской обл.).

Пос. Кумора, гора Кадаун, 750 м над ур. м., в осиннике спирейно-разнотравном под вершиной в ложбине стока, 1 IX 1976, № 1682, М. Иванова; оз. Иркана, восточное побережье, осиново-березовый разнотравно-хвощевый лес на низком берегу, 2 IX 1976, № 1596, она же.

5. *Cinna latifolia* (Trev.) Griseb. — Неморально-луговой вид, распространенный в Евразии и Северной Америке с дизъюнкцией ареала в Забайкалье. Широко распространен по берегам Байкала, К северо-востоку от него приводится только с низовьев р. Учур в Алданском районе Якутии (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Пос. Уоян, 481 м над ур. м., заросли ив и ольхи на низкой песчаной речной террасе, 18 VIII 1976, № 2046, М. Иванова.

6. *Melica nutans* L. — К северу от Байкала известна лишь из южных районов Якутии. Наши образцы относятся к промежуточной территории между этими районами.

Устье р. Дзелинда — правого притока р. Верхняя Ангара, в осоково-травяном осиннике с кустарниками, 23 VII 1976, № 776, М. Иванова и З. Старовойтова; исток р. Окусикан — левого притока р. Муякан, в 1 км от пос. Восточный Портал, 800 м над ур. м., в долинном елово-кедрово-лиственничном лесу, 2 VIII 1976, № 1530, они же.

7. *Glyceria lithuanica* (Gorski) Gorski. — Евросибирский вид, находящийся в обследованном районе у северо-восточной границы распространения. К северу от Байкала приводится лишь для Центральной Якутии (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Р. Кичера, 1975, Г. Гранина; низовья р. Дзелинда, 465 м над ур. м., высокотравья в ложбинах на низкой речной террасе, 24 VII 1976, № 960, М. Иванова и З. Старовойтова.

8. *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi. — Азиатский лесной довольно теплолюбивый злак. Находится в изучаемом районе у северной границы распространения. Известен с берегов Байкала, Баргузинского и Южно-Муйского хребтов, в Якутии — только с берегов р. Учур (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Урочище Делакоры, правобережье р. Котера, 522 м над ур. м., в елово-березовом разнотравно-грушанковом лесу, 24 VIII 1976, № 2330, М. Иванова; р. Анамакит, 800 м над ур. м., в ольховнике по берегу речки, 16 VIII 1976, № 1952, М. Иванова и З. Старовойтова; верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения р. Самодек), 750 м над ур. м., в елово-пихтово-кедровом лесу с травяным покровом, 31 VII 1976, № 1574, они же; Северо-Муйский хребет, истоки р. Окусикан — левого притока р. Муякан, 800 м над ур. м., в долинном елово-кедрово-лиственничном лесу, 2 VIII 1976, № 1540, они же.

9. *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. — Находится в районе у северо-восточного предела распространения. Ближайшие местонахождения на северном Байкале.

Низовья р. Дзелинда, 461 м над ур. м., осинник с примесью темнохвойных пород осоково-травяной на низкой речной террасе, 23 VII 1976, № 823, М. Иванова.

10. *Agropyrum cristatum* ssp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvelev. — Этот подвид гребенчатого житняка свойствен южной части умеренного пояса Европы и западной части Азии. В Центральной Сибири отмечен на Средне-Сибирском плоскогорье, в Тункинской долине, в бассейне р. Селенга и на юге Читинской обл. В Якутии встречается лишь как заносное растение в пос. Покровск (Определитель высших растений Якутии, 1974). Наши местонахождения — одни из самых северных.

Урочище Ченча, низкотравная степь с полынью холодной на южном карбонатном склоне, 28 VII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова, № 950; пос. Кумора, оз. Иркана, змеевково-холоднополынная степь на крутом карбонатном склоне, 11 VIII 1976, № 1149, они же, пос. Уоян, р. Анамакит — правый приток р. Верхняя Ангара, 1100 м над ур м., на карбонатных скалах, 16 VIII 1976, № 1934, М. Иванова и В. Кельдин.

11. *Eleocharis quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz. — Циркумполярное амфиокеаническое растение. Местонахождения в Сибири немногочисленны. Ближайшие на западе пункты сбора — Байкал (мыс Котельниковский и Горячинская губа).

Пос. Нижнеангарск, закустаренное осоковое болото за береговым валом, 18 VII 1976, № 685, М. Иванова и В. Воронин.

12. *Rhynchospora alba* (L.) Vahl. — Циркумполярный вид с очень разорванным ареалом. Местонахождения в Центральной Сибири немногочисленны и изолированны: хамар-дабанское побережье Байкала; устье р. Шаверна в бассейне р. Шилка и оз. Орон в Чарской котловине.

Находка в Верхнеангарской долине служит дополнением к этому перечню.

Верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения в нее р. Самодек), 700 м над ур. м., на сфагновом болоте, 31 VII 1976, № 1573, М. Иванова и З. Старовойтова.

13. *Carex amblyorhyncha* V. Krecz. — Распространена на северо-востоке Сибири. В Верхнеангарской долине находится у юго-западной границы распространения.

Верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения в нее р. Самодек), 700 м над ур. м., на сфагновом болоте, 31 VII 1976, № 1287, М. Иванова и З. Старовойтова.

14. *C. dioica* L. — Евросибирское растение, на востоке достигает Хамар-Дабана. Наша находка отодвигает на восток известную ранее границу ареала этого вида.

Верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения в нее р. Самодек), 700 м над ур. м., на сфагновом болоте, 31 VII 1976 № 1283, М. Иванова и З. Старовойтова.

15. *C. laxa* Wahl. — Евразиатское растение, очень редко находимое в Центральной Сибири: на Витимском нагорье, в Баргузинской долине, по рекам Ингоде и Газимуру в Читинской обл. (Флора Забайкалья, 1972), а также у оз. Ильчир в Восточном Саяне, Чарской котловине и на хребте Удокан.

Укажем еще одно местонахождение: верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения в нее р. Самодек), 700 м над ур. м., на сфагновом болоте, 31 VII 1976, № 1285, М. Иванова и З. Старовойтова.

16. *Juncus stygius* L. — Евразиатский вид с дизъюнктивным распространением в Сибири. Местонахождения в Центральной Сибири относятся к хамар-дабанскому побережью Байкала, Чарской котловине и р. Витим близ пос. Синюга.

Северо-Муйский хребет, истоки р. Окусикан, 1100 м над ур. м., субальпийский пояс, в мокрых глинистых мочажинах на берегу моренного озерка, 5 VIII 1976, № 1392, М. Иванова и З. Старовойтова.

17. *Luzula pilosa* L. — Восточнее Байкала не была отмечена. Собрана нами один раз в Верхнеангарской долине.

Правобережье р. Верхняя Ангара близ впадения в нее р. Дзелинда, в лиственнично-сосновом разнотравном лесу на южном склоне, 24 VII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова.

18. *Allium flavidum* Ledeb. — Распространение от Алтая и Тарбогатая до хребта Хамар-Дабан. Наше местонахождение наиболее восточное.

Дагарская бухта, песчаная коса, 1976, № 180, М. Иванова.

19. *Lilium pumilum* Dellile (*L. tenuifolium* Fisch. ex Schrank) — Маньчжурско-даурское степное растение. Находка в Верхнеангарской долине самая северная.

Пос. Кумора, гора Кадаун, 700 м над ур. м., мятликово-холоднополынная степь на крутом юго-западном склоне, 1 IX 1976, № 1678, М. Иванова; там же, восточный степной склон, 22 VII 1976, № 369, она же.

20. *Paris hexaphylla* L. — Дальневосточный вид. Известные местонахождения его у западной окраины ареала относятся к верховьям р. Лена (дер. Рысино — Определитель высших растений Якутии, 1974), бассейну р. Селенга и высокогорьям Южно-Муйского хребта (р. Олня). Наши находки уточняют западную границу ареала этого вида.

Устье р. Дзелинда — правого притока р. Верхняя Ангара, 461 м над ур. м., в темнохвойно-осиновом травяно-брусничном лесу на низкой речной террасе, 23 VII 1976, № 827, М. Иванова и З. Старовойтова.

21. *P. verticillata* Bieb. (*P. quadrifolia* auct. non L.) — Географически замещает *P. hexaphylla* к западу от Байкала; в Верхнеангарской долине встречается наряду с ним и тоже довольно редок.

Баргузинский хребет, урочище Дагары, р. Акуликан, 1100 м над ур. м., в хвойно-тополевом лесу, 14 VII 1976, № 485, М. Иванова и З. Старовойтова; Северо-Муйский хребет, р. Итыкит — левый приток р. Ангаракан, 1100 м над ур. м., субальпийский пояс, в высокотравье по ручью, 6 VIII 1976, № 1607, они же.

Перечисленные образцы отличаются от типичной *P. verticillata* немного более широкими наружными листочками околоцветника.

22. *Listera cordata* (L.) R. Br. — Растение умеренной полосы Евразии и Северной Америки с изолированными местонахождениями. В Сибири является реликтом третичных широколиственных лесов (ближайшие на западе пункты сборов — в предгорьях Восточного Саяна, на хамар-дабанском побережье Байкала и по ручью Беремья — притоку р. Большая Речка на Баргузинском хребте. Наша находка — наиболее восточная в Сибири.

Северо-Муйский хребет, пос. Западный Портал, 900 м над ур. м., в распадке в елово-кедрово-пихтовом лесу с моховым покровом и папоротниками, 6 VIII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова.

23. *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw. — Евразиатский таежный вид, находящийся в нашем районе у северной границы распространения. Ближайшие известные пункты сборов — на Баргузинском хребте.

Урочище Делакоры, 522 м над ур. м., правобережье р. Котера, в еловоосиновом хвощево-разнотравном лесу, 24 VIII 1976, № 306, М. Иванова и В. Кельдин; урочище Камниокан на правом берегу р. Верхняя Ангара, 520—540 м над ур. м., в бруснично-разнотравном лиственничнике на низкой речной террасе, 20 VIII 1976, № 2183, М. Иванова и З. Старовойтова.

24. *Neottianthe cucullata* (L.) Schlech. — Евразиатский таежный вид. Ближайший пункт сборов — мыс Шартла на Байкале. Наша находка отодвигает к северу известную границу распространения этого вида.

Пос. Уоян, р. Анамакит — правый приток р. Верхняя Ангара, в разнотравном сосняке на конусе выноса, 15 VIII 1976, М. Иванова.

25. *Polygonum divaricatum* L. — Свойствен южным районам Забайкалья. Имеется несколько изолированных местонахождений к северо-западу от основного ареала, где это растение является заносным (хамардабанское побережье Байкала, мыс Шартла и станция Тыреть Заларинского р-на Иркутской обл.). В Верхнеангарской долине встречается как сорное.

Урочище Делакоры, 522 м над ур. м., в 2 м от проселочной дороги, на опушке лиственничного леса, заросль около 1.5 м диам., 25 VIII 1976, № 2419, М. Иванова.

26. *P. minus* Huds. — Сборы этого евразиатского вида в Центральной Сибири немногочисленны, вероятно, в связи с тем, что его часто смешивают с *P. hydropiper* L. В Северном Прибайкалье известен с северо-восточного побережья Байкала, а также из Муйской и Баргузинской долин.

Пос. Кумора, в колее проселочной дороги через березово-лиственничный лес, 30 VII 1976, М. Иванова, № 1104; там же, горячие ключи, 30 VII 1976, она же, № 1107; пос. Уоян, дорога на Делакоры, в мокрой мочажине, 13 VIII 1976, № 706, она же.

27. *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikon. — Евразиатский степной вид. Ближайшее местонахождение в Баргузинской долине. Наша находка несколько сдвигает на восток северо-восточную границу ареала.

Пос. Кумора, гора Кадаун, на степном склоне, 30 VII 1976, № 1643, М. Иванова.

28. *Stellaria filicaulis* Makino. — Дальневосточный болотно-луговой вид. Местонахождения в Прибайкалье редки: Ольхонский р-н на Байкале и р. Кападякал — приток р. Калар — на севере Читинской обл.

Укажем еще две находки: Пос. Нижнеангарск, болото за каменистым береговым валом Байкала, 18 VII 1976, М. Иванова, № 616; остров между главным руслом р. Верхняя Ангара и протокой Танчанда, на заболоченном лугу, 26 VII 1976, № 747, М. Иванова.

29. *Gypsophila patrinii* Ser. — Монголо-сибирский горно-степной вид. К северо-востоку от Байкала приводится впервые.

Пос. Кумора, оз. Иркана, крутой скалистый карбонатный склон, 11 VIII 1976, № 1201, М. Иванова и З. Старовойтова; пос. Уоян, 700 м над ур. м., лесной пояс, на песчаных участках русла р. Анамакит, 16 VIII 1976, № 1940, М. Иванова и В. Кельдин.

30. *Aquilegia sibirica* Lam. — Обитает в южной полосе Сибири на восток до истоков р. Баргузин. Наши местонахождения изолированы у северо-восточной окраины ареала.

Правобережье р. Верхняя Ангара близ впадения р. Дзелинда, 700 м над ур. м., в брусничном сосновом лесу на крутом юго-юго-западном склоне, 25 VII 1976, № 863, М. Иванова и З. Старовойтова; пос. Уоян, р. Анамакит — правый приток р. Верхняя Ангара, 700 м над ур. м., субальпийский пояс, на песке у русла, 16 VIII 1976, № 1941, М. Иванова и В. Кельдин.

31. *Aconitum longiracemosum* Worosch. — Показан В. Н. Ворошиловым (1967) для Баргузинской долины и берегов Байкала, но, по-видимому, встречается и к северу от него.

Урочище Дагары, р. Акуликан, 1100 м над ур. м., хвойно-тополевый лес, на низкой речной террасе, 14 VII 1976, № 567, М. Иванова; р. Дзелинда — правый приток р. Верхняя Ангара, разнотравно-вейниковый луг по краю зарастающего озера — старицы, 14 VIII 1976, М. Иванова и В. Кельдин.

32. *Thalictrum baicalense* Turcz. ex Ledeb. — Распространен от берегов Тихого океана до Средне-Сибирского плоскогорья. Местонахождения у западной окраины ареала редки. Нами собран в следующих пунктах: урочище Делакоры, левобережье р. Котеры, 422 м над ур. м., елово-березовый лес с осиной, подлеском из спиреи и рябинника и разнотравным покровом, 24 VIII 1976, № 2250, М. Иванова и В. Кельдин; р. Верхняя Ангара выше впадения р. Иномакиткан, о. Куркакон, 496 м над ур. м., елово-осиновый лес спирейно-рябинниковый на низкой террасе, 20 VIII 1976, № 2142, М. Иванова и З. Старовойтова; верховья р. Верхняя Ангара (ниже впадения р. Самодек), 750 м над ур. м., елово-пихтово-кедровый лес папоротниковый у подножья крутого скалистого склона, 31 VII 1976, № 1435, они же.

33. *Chamaerhodos altaica* (Laxm.) Bunge — Монголо-сибирский горно-степной вид. Ближайшие местонахождения известны с берегов Байкала и южной Бурятии. В нашем районе находится у северо-восточной границы распространения.

Пос. Кумора, оз. Иркана, на крутом скалистом карбонатном склоне, 11 VIII 1976, № 1194. М. Иванова и З. Старовойтова; пос. Ченча, низко-

травная степь с холодной полынью на южном карбонатном склоне, 28 VII 1976, № 951, они же.

34. *Potentilla chalchorum* Sojak. — Распространение этого вида, часто смешиваемого с *P. conferta* Bunge, мало изучено. Известен пока для Средне-Сибирского плоскогорья и Южной Даурии.

Пос. Кумора, берег протоки Иркана, в березняке, 4 IX 1976, № 2469, М. Иванова; там же, вдоль дороги в березово-лиственничном лесу, 30 VII 1976, № 1100, она же; там же, гора Кадаун, на степном склоне, 22 VII 1976, № 709, она же; там же, разнотравная степь у подножья крутого карбонатного склона, 11 VIII 1976, № 1134, М. Иванова и З. Старовойтова; берег оз. Иркана, на суходольном лугу, 11 VIII 1976, № 1128, М. Иванова и И. Поспеева.

35. *P. crebridens* Juz. — Эндем степной флоры байкальской Сибири. Известен с Саян, берегов Байкала, Витимского плоскогорья и Даурии. Наше местонахождение — наиболее северное.

Пос. Уоян, правобережье р. Верхняя Ангара, галечник, заросший мхом *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и степными растениями в безводной части русла р. Анамакит, 15 VIII 1976, № 1833, М. Иванова,

36. *Rosa jacutica* Juz. — Эндем Южной Якутии. Наиболее западные местонахождения этого вида с Баргузинского хребта (р. Ширильда). Наши находки относятся к юго-западной части ареала этого вида.

Пос. Уоян, левобережье р. Верхняя Ангара, протока Полуvананда, в зарослях ив и серой ольхи с лиственницами, 22 VIII 1976, № 2210, М. Иванова и В. Кельдин; устье р. Гонкули — левого притока р. Верхняя Ангара, сосновый лес мертвопокровный с редкими травянистыми растениями на высокой речной террасе, 19 VIII 1976, № 2039, М. Иванова; урочище Камниокан, 503 м над ур. м., заросли ив и серой ольхи на низкой песчаной террасе, 20 VIII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова.

37. *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et Mey. — Эндем степного Прибайкалья. В нашем районе обнаружены два изолированных местонахождения, расположенные к северо-востоку от основного ареала.

Урочище Ченча, южный степной карбонатный склон, низкотравная степь с холодной полынью, 28 VII 1976, № 938, М. Иванова; р. Анамакит у выхода с гор, верхняя часть лесного пояса, 28 VII 1966, № 672, Ю. Петроченко и В. Максимов; там же, 1000 м над ур. м., на скалах на южном склоне, 10 VII 1963, Ю. Петроченко.

38. *Geranium eriostomum* Fisch. — Распространен от Тихого океана до Средне-Сибирского плоскогорья. В нашем районе находится у северной границы ареала. Ближайшие достоверные образцы с мыса Покойники на северо-восточном побережье Байкала.

Пос. Кумора, долина протоки Иркана, сырой лиственничный лес, 10 VIII 1976, № 1113, М. Иванова; урочище Делакоры, елово-березовый травяно-кустарниковый лес с осиной, 24 VIII 1976, № 2258, М. Иванова и В. Кельдин; пос. Уоян, р. Анамакит — правый приток р. Верхняя Ангара, 550 м над ур. м., лиственнично-березовый разнотравный лес на конусе выноса, 17 VIII 1976, № 1984; М. Иванова; урочище Камниокан, 503 м над ур. м., известняковые скалы, одетые мхом, 20 VIII 1976, № 2148, М. Иванова и З. Старовойтова.

39. *Oxalis acetosella* L. — Таежное растение с циркумполярным дизъюнктивным ареалом. В Сибири обширная дизъюнкция приходится на континентальные районы Забайкалья. В нашем районе находится у северо-восточного предела сплошного распространения.

Низовья р. Дзелинда — правого притока р. Верхняя Ангара, 461 м над ур. м., еловый лес с осиной на низкой речной террасе, на сыром опаде листьев в ложбине, 23 VII 1976, № 798, М. Иванова и З. Старовой това.

40. *Hypericum gebleri* Ledeb. — Распространен от Приморья до Саян. Местонахождения у западной окраины ареала редки (р. Большая речка и оз. Фролиха на Баргузинском хребте, г. Балей в Забайкалье).

Устье р. Дзелинда — правого притока р. Верхняя Ангара, злаково-осоковый заболоченный луг с разнотравьем на острове, 26 VII 1976, М. Иванова.

41. *Elatine hydropiper* L. — Водное растение с дизъюнктивным евросибирским ареалом.

Новая находка отмечена у северо-восточной границы распространения: оз. Сикили, в заливе около зимовья, 26 VII 1976, Г. Гранина.

42. *Viola acuminata* Ledeb. — Встречается от Приморья до Забайкалья. Изолированное местонахождение отмечено близ г. Слюдянка (возможно, занесено по железной дороге). В исследуемом районе находится у западного предела естественного распространения.

Низовья р. Дзелинда — правого притока р. Верхняя Ангара, осиновый травяной лес с кустарниками на низкой речной террасе, 23 VII 1976, № 819, М. Иванова.

43. *V. dactyloides* Schult. — Распространена от Приморья и низовьев р. Амур до Средне-Сибирского плоскогорья.

В исследуемом районе находится у северной границы ареала.

Пос. Кумора, гора Кадаун, щебнистая осыпь темноцветной окварцованной породы с корочками известняка, 1 IX 1976, № 1683; р. Анамакит, лиственнично-березовый разнотравный лес с грушанкой, геранью и брусникой на конусе выноса реки, 15 VII 1976, № 1815, 1962, М. Иванова; урочище Камниокан, известняковые скалы, заросшие мхом, 20 VIII 1976, № 2152, М. Иванова и З. Старовойтова.

44. *Sium latifolium* L. — Евросибирский лугово-болотный вид. Крайние восточные местонахождения его известны из южной части Средне-Сибирского плоскогорья. В нашем районе, возможно, является заносным, так как обнаружен в обжитой местности.

Пос. Кумора, болото в районе горячих ключей, 30 VII 1976, № 1928, М. Иванова.

45. *Hypopitys monotropa* Crantz. — Циркумполярный таежный вид. В Сибири редок. Изолированные местонахождения его известны со Средне-Сибирского плоскогорья, Саян, северо-восточного побережья Байкала и южного Забайкалья.

Урочище Камниокан на правом берегу р. Верхняя Ангара, 520—540 м над ур. м., сосновый бруснично-разнотравный лес на юго-западном склоне, 20 VIII 1976, № 2156, М. Иванова и З. Старовойтова.

46. *Lysimachia davurica* Ledeb. — Маньчжурско-даурский луговой вид. В исследуемом районе находится у северной границы распространения.

Оз. Иркана, у термального источника, 1963, Ю. Петроченко; там же, 1976, М. Иванова.

47. *Asperugo procumbens* L. — Сорный циркумполярный вид, занесенный в Сибирь из Европы. В нашем районе отмечено одно из самых восточных местонахождений (Определитель высших растений Якутии, 1974), встречается в Центральном и Верхне-Ленском районах Якутии).

О. Ярки, восточная оконечность, песчаный пляж со стороны Ангарского сора, у избы, 9 VII 1976, № 285, М. Иванова; урочище Чечевки, 1912, В. Сукачев и Н. Шипчинский.

48. *Pulmonaria molissima* A. Kerner. — Евросибирский вид, распространенный на восток до южного Байкала и р. Селенга. Местонахождение в исследуемом районе изолировано от основного ареала.

Низовья р. Дзелинда, 461 м над ур. м., смешанный хвойно-осиновый лес с травяным покровом на низкой речной террасе, 26 VII 1976, № 845, М. Иванова.

49. *Lycopus europaeus* L. — Евросибирский вид, доходящий на востоке до Байкала (поселки Горячинск и Хакусы) и Центральной Якутии (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Приводим находку из Верхнеангарской долины: пос. Кумора, болото около термального источника, 30 VII и 11 VIII 1976, №№ 1018, 1019, 1587, М. Иванова.

50. *Hyoscyamus niger* L. — Сорное растение с почти циркумполярным ареалом. В Центральной Сибири встречается редко (Тункинская долина, пос. Хужир и о. Ольхон на Байкале, пос. Кудара в Южной Бурятии). Местонахождение в Верхнеангарской долине наиболее восточное в Сибири.

Пос Уоян, окраина болота, 19 VII 1976, В. Воронин.

51. *Plantago cornutii* Gouan. — Евросибирский вид, распространенный на восток до Средне-Сибирского плоскогорья и Баргузинской долины. Имеется изолированное местонахождение из окрестностей г. Якутска (Определитель высших растений Якутии, 1974).

Истоки р. Окусикан, 800 м над ур. м., термальный источник близ пос. Восточный Портал, 2 VIII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова.

52. *Galium triflorum* Mich. — Неморальный вид, свойственный широколиственным лесам Европы, Дальнего Востока и Северной Америки. В Сибири имеются лишь изолированные местонахождения, из них ближайшие к нашему району отмечены в предгорьях Саян, на Хамар-Дабане и Баргузинском хребте (реки Большая Речка и Ширильда).

Северо-Муйский хребет, пос. Западный Портал, 900 м над ур. м., в распадке, в елово-кедрово-пихтовом лесу с моховым покровом и папоротниками, 6 VIII 1976, № 1290, М. Иванова и З. Старовойтова.

53. *Achillea millefolium* L. — Евросибирский лугово-лесной вид, распространен на восток до верховий р. Лены (Киренский р-н). Находки в Верхнеангарской долине уточняют северо-восточную границу ареала этого вида. Встречается в исследуемом районе наряду с *A. asiatica* Serg., замещающим *A. millefolium* на востоке.

Низовья р. Дзелинда, 461 м над ур. м., на сухом песчаном берегу реки, 23 VII 1976, М. Иванова и З. Старовойтова; урочище Делакоры, 522 м над ур. м., на дороге, 24 VIII 1976, № 2312, М. Иванова и В. Кельдин; пос. Уоян, 500 м над ур. м., заросли ив по правому берегу р. Верхняя Ангара, 17 VIII 1976, М. Иванова.

54. *Senecio erucifolius* L. — Евросибирский вид. Встречается на Средне-Сибирском плоскогорье и в Якутии (Определитель высших растений Якутии, 1974). Наши находки в некоторой степени заполняют большой промежуток в распространении растений в названных районах.

Остров между главным руслом р. Верхняя Ангара и протокой Танчанда, заболоченный злаково-осоковый луг, 27 VII 1976, № 931, М. Иванова, З. Старовойтова; пос. Уоян, разнотравно-вейниковый луг, 14 VIII 1976, № 1775; М. Иванова; там же, на песчаном берегу р. Верхняя Ангара, 14 VIII 1976, № 1792; она же; урочище Камниокан, 503 м над ур. м., разнотравно-пырейный луг на низкой песчаной террасе, 19 VIII 1976, № 2098, М. Иванова и З. Старовойтова.

Приведенные в списке виды являются в большинстве случаев редкими в Верхнеангарской долине и отмечены лишь в одном или немногих изолированных пунктах. Большая часть названных видов находится у северо-восточной или северной границ распространения и лишь немногие — у западной.

К редким растениям, кроме перечисленных, можно отнести ряд видов, уже известных для нашего района. В целом редких видов насчитывается не менее 124 из 689, или 18% состава флоры.

Редкими можно считать всех представителей степной флоры (не встречающихся в других местообитаниях, кроме степей). Многие из них, хотя и отмечены к востоку от Верхнеангарской долины, в ее пределах имеют изолированные местонахождения, поскольку сами степные острова среди лесов изолированы друг от друга.

Изолированные местонахождения в исследуемом районе имеют некоторые амфиокеанические, амфиатлантические и евросибирские виды (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, *Eleocharis quinqueflora* (Hartm.) O. Schwarz, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Scirpus sylvaticus* L., *Cyperus fuscus* L., *Carex dioica* L., *C. appropinquata* Schum., *Luzula pilosa* L., *Paris verticillata* Bieb., *Lilium martagon* L., *Polygonum minus* Huds., *Ela-*

tine hydropiper L., *Pulmonaria molissima* Kerner, *Lycopus europaeus* L., *Cirsium esculenthum* (Sievers) C. A. Meyer), а также циркумполярные растения, имеющие дизъюнкцию ареалов в наиболее континентальных районах Забайкалья (*Cinna latifolia* (Trev.) Griseb., *Phegopteris connectilis* (Michx.) Watt., *Cystopteris montana* (Lam.) Bernh., *Listera cordata* (L.) R. Br., *Galium triflorum* Michx., *Isoëtes echinospora* Durieu, *Zannichellia palustris* L., *Rhynchospora alba* (L.) Vahl).

Из них наиболее интересны *Listera cordata* и *Galium triflorum* — реликты третичных широколиственных лесов, а также *Isoëtes echinospora*, по мнению М. Г. Попова (1958) — реликт растительности мелководных водоемов того же периода.

Таким образом, в довольно многочисленной (68 видов) группе западных (лесных, луговых и водных) видов, находящихся в изучаемом районе у восточной границы распространения, редкие растения составляют более 30%. Редкими являются также несколько таежных растений (*Oxalis acetosella*, *Neottianthe cucullata*, *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw.) Находки этих видов свидетельствуют о более широком распространении темнохвойной тайги в Верхнеангарской долине в прошлые эпохи.

Несколько общесибирских южнотаежных и луговых видов находятся в нашем районе у северной границы распространения и также представлены единичными находками — *Schizachne callosa* (Turcz. ex Griseb.) Ohwi, *Carex molissima* Christ ex Scheutz, *Vicia amoena* Fisch., *Stachys aspera* Michx., *Hierochloë glabra* Trin., а также *Lythrum intermedium* Ledeb., характеризующийся более ограниченным распространением в Центральной Сибири и Средней Азии.

Из довольно малочисленной группы дальневосточных видов (29) редкими в нашем районе являются *Lycopodium juniperoidaeum* Sw., *Viola acuminata* Ledeb., *Pilea mongolica* Wedd., *Saussurea amurensis* Turcz., *Cirsium pendulum* Fisch., *Linaria melampyroides* Kuprian., *Paris hexaphylla* L., из маньчжурско-даурских — *Crataegus dahurica* Koehne ex Schneid., *Selinum davuricum* (Jacq.) Leute.

Из 10 охотских видов изолированные местонахождения отмечены у *Ribes dikuscha* Fisch. ex Turcz., из 20 восточносибирских редкими можно считать *Carex amblyorhyncha* V. Krecz. и *Erigeron silenifolius* (Turcz.) Botsch. Другие представители этих групп хотя и редко встречаются в Верхнеангарской долине, но отличаются сплошным распространением в окаймляющих ее высокогорьях.

Из 15 эндемов Прибайкалья и Забайкалья, отмеченных в Верхнеангарской долине, редкими можно считать эндемы песчаных литоралей — *Craniospermum subvillosum* Lehm. и *Astragalus sericeocanus* Gontsch., степные виды: *Hedysarum setigerum* Turcz. ex Fisch. et Mey., *Oxytropis bargusinensis* Peschkova, *O. triphylla* (Pall.) Pers., *O. turczaninowii* Jurtz., *Potentilla crebridens* Juz., *P. chalchorum* Soják, лугово-лесной *Trollius ircuticus* Sipl. Все названные виды находятся в нашем районе у северной границы распространения.

Редкими во флоре долины можно считать несколько сорных видов, распространяющихся из Европы и лишь недавно занесенных в наш район (*Asperugo procumbens* L., *Galeopsis ladanum* L., *Cuscuta europaea* L., *Hyoscyamus niger* L., *Galium spurium* L., *Elisanthe noctiflora* Rupr., *Malva mohileviensis* Downar), а также несколько сорничающих видов, свойственных флорам соседних территорий (*Polygonum divaricatum* L. и *Sium latiflolium* L.).

Для мало обжитых еще участков в окрестностях Северо-Муйского тоннеля редкими являются следующие сорняки и сорничающие виды: *Chelidonium majus* L., *Polygonum convolvulus* L., *P. lapathifolium* L., *Artemisia vulgaris* L., *Chenopodium album* L., *Galeopsis bifida* Boenn., *Geum aleppicum* Jacq., *Plantago cornutii* Gouan.

Изолированные местонахождения в долине имеет также ряд высокогорных и гипаркто-монтанных видов, встречающихся на сфагновых болотах, в заболоченных лиственничных лесах и на песчаных берегах

Байкала; *Carex bigelowii* ssp. *ensifolia* (Gorodk.) Holub., *C. norvegica* Retz., *Betula divaricata* Ledeb., *B. nana* ssp. *exilis* (Sukacz.) Hult., *B. nana* ssp. *rotundifolia* (Spach) Malysch., *Baeothryon alpinum* (L.) Egor., *B. caespitosum* (L.) A. Dietr., *Salix saxatilis* Turcz. ex Ledeb., *S. hastata* L., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb., *Saxifraga hirculus* L., *Rhododendron parvifolium* Adam.

Итак, во флоре Верхнеангарской долины обильны редкие растения — реликты различного возраста. Особенно много реликтов степной растительности, широкое распространение которой В. А. Белова (1975) относит к раннему голоцену.

Редкие виды среди европейских и дальневосточных неморальных и луговых растений составляют не менее трети этих групп.

Местообитания, где встречаются редкие виды, нуждаются в охране. Это долинные зеленомошные и смешанные травяные леса — убежища таежных и неморальных видов, степные склоны, термальные источники, теплые мелководные водоемы, сфагновые болота и песчано-галечные берега Байкала.

ЛИТЕРАТУРА

Белова В. А. (1975). К истории развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны. — Ворошилов В. Н. (1967). Сибирские виды рода *Aconitum*. Бюлл. Глав. бот. сада АН СССР, 64. — Определитель высших растений Якутии. (1974). — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. — Попов М. Г. (1958). Флора Байкальской Сибири и ее происхождение. Избр. соч. — Флора Забайкалья (1966, 1972). 1, 3.

Сибирский институт
физиологии и биохимии
растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 9 I 1978.

SUMMARY

54 species of high plants are reported by the author as new ones for the North Eastern part of Transbaicalia. Most of them are represented only by one or few findings in the Upper Angara valley.

Taking into account certain species already mentioned in the literature, the Upper Angara valley numbers about 124 rare species (18% of the whole flora). Most of them locate in our district near their North Eastern boundary of distribution, for example *Listera cordata* (L.) R. Br., *Galium triflorum* Michx. — the relics of the tretic nemoral forests; *Isoëtes echinospora* Durieu. — the relic of warm reservoirs of the same period; some representatives of taiga — *Neottianthe cucullata* (L.) Schlecht., *Oxalis acetosella* L., *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw.

The rare species with the Western boundary of distribution in the Upper Angara valley are not numerous.

УДК 581.132 : 001.8 : 581.1 : 631.175

И. А. Мурей, И. А. Шульгин

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФАР НА ИСТИННЫЙ ФОТОСИНТЕЗ И ОБРАЗОВАНИЕ БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ

I. A. MUREY, I. A. SHULGIN. THE EFFECTIVITY OF PHAR UTILIZATION IN NET-PHOTOSYNTHESIS AND PLANT BIOMASS FORMATION

Показано, что эффективность использования поглощенной ФАР растущим одиночно растением (в широком диапазоне интенсивностей ФАР — 50—150 вт/м^2 — и оптимальных условиях выращивания) постоянна в период роста вегетативных органов и равна 10% по приросту биомассы и 16.6% по истинному фотосинтезу. У растений в посеве с момента взаимозагущения и до момента полного смыкания листьев КПД поглощенной ФАР возрастает до 11% по приросту биомассы и 18.5% по истинному фотосинтезу.

За период роста вегетативных органов КПД поглощенной ФАР по продуктивности ценоза варьирует от 2.5% (начало ценотического взаимодействия) до 11% (при полном смыкании листьев) и достигает в среднем 6.0%.

Обсуждаются способы адаптации растений к солнечной радиации, направленные на поддержание максимального КПД фотосинтетических функций растения.

Вопрос о максимально возможных величинах эффективности использования фотосинтетически активной радиации растением (КПД ФАР) в оптимальных для вида условиях обитания — один из кардинальных в проблеме фотосинтеза, продуктивности посевов и естественных фитоценозов. Вопрос о реальных КПД ФАР для растения — это одновременно и ботаническая проблема, ибо разнообразие жизненных форм, архитектоника организма, строение побега (стебля и листа), по-видимому, отражает различные способы поддержания оптимального энергетического баланса между приходящей, поглощенной и используемой энергией в разнообразных условиях среды (Шульгин, 1973).

Можно полагать, что в оптимальных для организма условиях среды КПД, с которым работает растение, является максимальным, так как фотосинтез и рост осуществляются при «радиации приспособления» (Тооминг, 1977), отвечающей суточной дозе приходящей и поглощенной ФАР (Шульгин, 1973).

Задачей данной работы является, во-первых, выявление величин КПД ФАР в процессах фотосинтеза и образования структурной биомассы растения в оптимальных условиях его роста и, во-вторых, сопоставление реальных КПД с теоретически возможными.

Прежде всего уточним понятие «КПД ФАР для растения», используемое в работе. Мы разграничиваем: 1) КПД ФАР для целого растения в одиночном произрастании; 2) КПД ФАР для растения в ценозах разной густоты, где имеет место взаимодействие по свету, изменяемому самими растениями. В свою очередь эти КПД можно разграничить на 1) КПД ФАР для растения по продуктивности $_W\eta$, под которым понимается отношение между энергией, запасаемой в конечной биомассе, и энергией ФАР, при-

ходящей к растению или поглощенной им; 2) КПД ФАР для растения по истинному фотосинтезу $_P\eta$, под которым понимается отношение между энергией, запасаемой в первичных продуктах световой стадии (АТФ, НАДФ.Н), и энергией ФАР, поглощенной растением в условиях ценоза или вне его. Можно говорить также о КПД ФАР по продуктивности посева (ценоза) ($_W\bar{\eta}$). Этот КПД имеет физический смысл как отношение энергии, запасаемой в биомассе растений, к энергии ФАР, падающей на всю площадь посева за время образования биомассы. Очевидно, что КПД ФАР для ценоза характеризует прежде всего эффективность использования площади земли.

СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Имеющиеся в литературе экспериментальные данные касаются в основном КПД по продуктивности ценозов. У культурных растений в моновидовых ценозах (кукуруза, ячмень, сахарная свекла, пшеница, сорго, горох, турнепс и др.) он достигает за период вегетации в оптимальных условиях 4—5% (Ничипорович, 1963; Устенко, 1963; Шатилов и др., 1970; Рогаченко, 1971; Ягнова, 1973). Аналогичные значения КПД получены для ряда естественных ценозов — рогоза, камыша, крупнотравных сообществ, популяций ежи сборной, райграса пастбищного и др. (Насыров, 1969; Dykyjova, 1971; Aslyng, 1975; Морозов, 1978). Эти максимальные значения одинаковы как для C_3, так и C_4 растений. В начальные периоды роста КПД ниже среднего значения и выше после смыкания растений. Так, после смыкания ценоза КПД в отдельные периоды достигает 8—12% (Устенко, 1963; Шатилов и др., 1970). Вариабельность КПД для посевов зависит (при оптимальных условиях) от возраста растений, периода онтогенеза, для которого рассчитывается КПД по падающей ФАР, от состояния атмосферы и т. д. В тех естественных биогеоценозах, в которых весьма лимитированы водные запасы почвы и не оптимален тепловой режим, число растений на данной площади может быть крайне незначительным (Вознесенскпй, 1977). При этом КПД по продуктивности ценоза низкий (Одум, 1975; Тооминг, 1977).

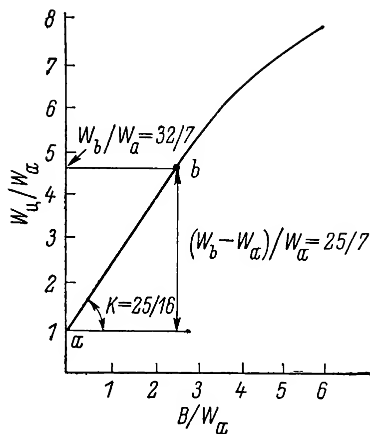
Приближенное значение КПД для отдельных растений по продуктивности можно определить, если они находятся в сомкнувшемся ценозе, когда падающая радиация на площадь посева за сутки Q_0 равна радиации, приходящей к растениям. Вопрос же о КПД ФАР для целого растения вне загущения или до смыкания ценоза остается открытым. Это связано с тем, что экспериментально определить количество приходящей ФАР к одиночному растению $_1Q$ и количество поглощенной ФАР за сутки $_1Q_A$ практически невозможно (Мурей, Шульгин, 1978, а, б). По этой же причине неизвестна точная величина КПД ФАР для растения по истинному фотосинтезу, расход энергии которого за сутки (прирост структурной биомассы, темновое дыхание, светозависимые окислительные процессы) трудно определить экспериментально в условиях обитания для единичного растения, причем одновременно на том же самом растении.

Предпосылки к решению вопроса о КПД ФАР для растения

Имеется возможность использовать само растение как физиологический приемник для определения соотношений между приходящей к нему энергией, поглощаемой и используемой на различные процессы (Мурей, Шульгин, 1977, 1978а, б, в). Эта возможность основана на анализе изменения роста растений в посевах разной густоты при изменении светового режима в ходе их самозагущения. В этом случае при оптимальности и постоянстве всех внешних условий (включая интенсивность падающей радиации в факторостатных камерах, где проводились экспериментальные исследования) рост является функцией светового режима, изменяемого самими растениями.

Рис. 1. Зависимость величины ценотического взаимодействия растений B от сухой биомассы растений $W_ц$.

W_a и W_b — сухая биомасса растений в точках a и b. Значения $W_ц/W_a$ и B/W_a — относительно одной и той же биомассы в точке a (W_a). K — ценотический коэффициент.



Физиологическим критерием оценки величины прихода ФАР к растениям и поглощаемой ими является величина ценотического взаимодействия — разность B между биомассой незагущенных растений $W_{б.ц}$ и биомассой такого же числа одновозрастных растений в ценозе $W_ц$ на единице площади посева ($B=W_{б.ц}-W_ц$). Между величинами B и $W_ц$ существует закономерная и однозначная взаимосвязь (рис. 1), которая с момента наступления ценотического взаимодействия (точка a) и до момента полного перекрытия площади посева листьями (точка b) описывается линейной функцией (Мурей, 1974; Мурей, Шульгин, 1977). Эта взаимосвязь дает ряд соотношений, используемых в дальнейших расчетах. На их основе в предшествующих наших работах для интервала загущений a—b показано постоянство относительной скорости роста в расчете за сутки (г/г структурной биомассы), постоянство соотношений между основными функциями — фотосинтезом и дыханием целого растения, их компонентами (Мурей, Шульгин, 1977, 1978а, б), что в обобщенном виде представлено на рис. 2.

Сопоставление полученных нами величин с данными экспериментальных исследований, имеющимися в литературе, показало их полное совпадение, что дало основание считать наши аналитические значения универсальными для различных видов растений (Мурей, Шульгин, 1978а, б, в).

В ходе дальнейшего анализа получены величины приходящей ФАР к целому растению за сутки $_1Q$ в ценозах разной густоты (Мурей, Шульгин, 1978). В частности показано (рис. 3), что для посева в точке b (в мо-

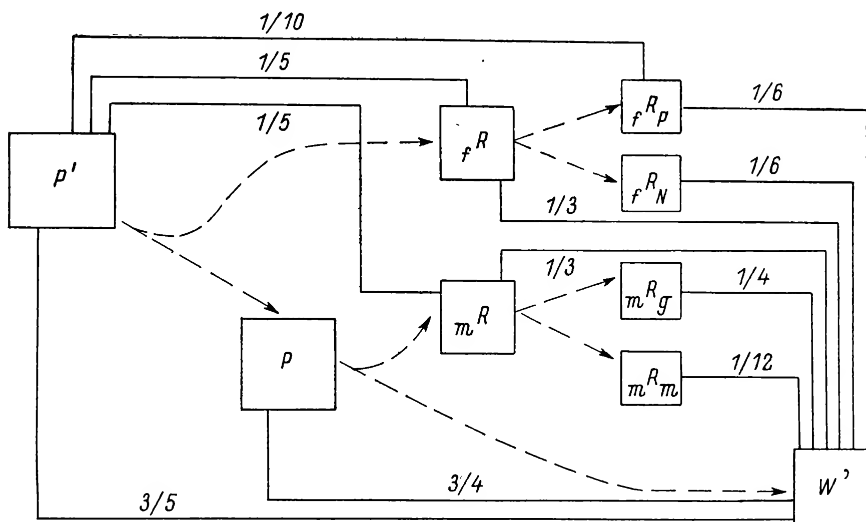


Рис. 2. Количественные энергетические соотношения процессов и их компонентов у целого растения (за сутки).

W' — прирост сухой биомассы, P — фотосинтез, P' — истинный фотосинтез, R — дыхание: $_mR$ — темновое дыхание и его компоненты ($_mR_g$ — дыхание роста, $_mR_m$ — дыхание поддержания), $_fR$ — светозависимые окислительные процессы и их компоненты ($_fR_p$ — фотодыхание, $_fR_N$ — затраты на восстановление азота, серы и образование аминокислот в хлоропластах на свету).

Дроби — соотношения между процессами, выраженные относительно P' (для W', $_mR$, $_fR$), P (для W') и W' (для $_mR$, $_fR$ и их компонентов).

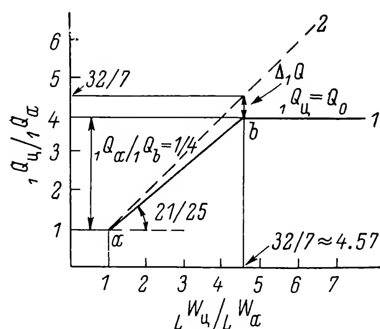


Рис. 3. Зависимость приходящей ФАР за сутки к растениям в посеве $_1Q_ц$ от массы листьев $_LW_ц$.

Значения отнесены к точке a как по приходу радиации ($_1Q_ц/_1Q_a$), так и по массе листьев ($_LW_ц/_LW_a$).
1 — приход ФАР к растениям в посеве, 2 — расчетные значения прихода ФАР к равной массе листьев растений вне загущения. Q_0 — падающая ФАР на площадь посева (за сутки).

мент полного смыкания листьев) приход ФАР к растениям $_1Q_b$ равен падающей на площадь посева радиации Q_0, а в точке a на той же площади посева к растениям приходит $^1/_4Q_0$. В свою очередь, зная величину истинного фотосинтеза (Мурей, Шульгин, 1977) и различия в эффективности использования ФАР растениями в ценозе и вне загущения (Мурей, Шульгин, 1978а), стало возможным определить коэффициент поглощения ФАР одиночно растущим растением ($_1Q_A/_1Q_a = {^5/_6} \approx 83\%$) и растением в сомкнувшемся ценозе ($_1Q_A/_1Q_b = {^6/_7} \approx 85.7\%$). Эти значения (Мурей, Шульгин, 1978а, б, в) совпадают с экспериментально полученными значениями коэффициентов поглощения ФАР листьями данного объекта (Шульгин, 1963), листьями большинства (из тысяч исследованных) видов растений в типичных условиях их произрастания (Шульгин и др., 1960); они совпадают и с коэффициентом поглощения ФАР сомкнувшимся ценозом (Ничипорович и др., 1961; Росс, 1975; Тооминг, 1977).

Таким образом, в отличие от классического подхода к определению КПД продуктивности посева (измерения количества падающей радиации на ценоз и прироста биомассы за это же время, рис. 4, *А*) нами в предшествующих работах решалась обратная задача (рис. 4, *Б*): вначале были определены ростовые функции (прирост биомассы, площади листьев) и далее последовательно рассчитаны величины (в относительных единицах) основных взаимообусловливающих друг друга процессов.

В данной работе задача сводится, таким образом, к нахождению соотношений между процессами в единой последовательной цепи трансформации энергии в целом растении при оптимальных условиях его роста.

Аналитическое решение задачи

1. Как показано ранее, количество поглощаемой ФАР посевом в точке b за сутки равно

$$_AQ_b = {^6/_7}\,{_1Q_b} = {^6/_7}Q_0, \tag{1}$$

а в точке a на той же площади

$$_AQ_a = {^5/_6}\,{_1Q_a} = {^5/_{24}}Q_0, \tag{2}$$

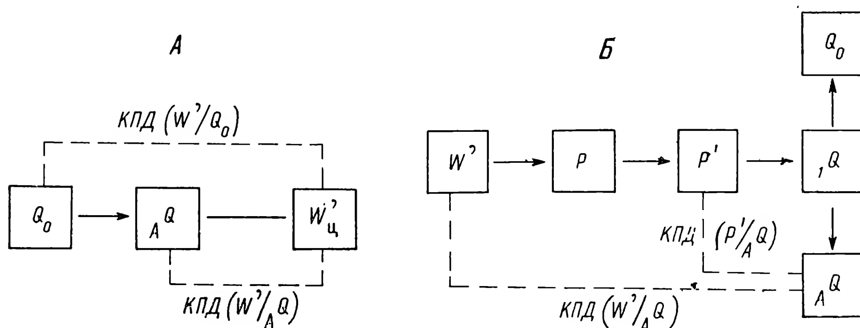


Рис. 4. Схема определения КПД поглощенной ФАР в сомкнувшемся ценозе (*А*) и для растений вне загущения (*Б*).

Стрелками обозначена последовательность расчета КПД, *штриховой линией* связаны параметры, определяющие КПД. $W'/_AQ$ — КПД по сухой биомассе, $P'/_AQ$ — КПД по истинному фотосинтезу. $_AQ$ — поглощенная ФАР (за сутки).
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2, 3.

так как ${}_1Q_a = {}^1/_4 Q_0$ (Мурей, Шульгин, 1978б, в). Здесь ${}_AQ$ — количество поглощаемой ФАР, ${}_1Q_a$ и ${}_1Q_b$ — приход ФАР к растениям в точках a и b, Q_0 — количество падающей ФАР на площадь посева при одной и той же интенсивности света; ${}^6/_7$ и ${}^5/_6$ — коэффициенты поглощения ФАР растениями в ценозе (для точки b) и вне загущения (для точки a).

2. Сопоставим то количество ФАР за сутки, которое поглощал бы незагущенный посев (точка a), если бы его биомасса была такой же, как и у загущенного в точке b (W_b). Мы знаем, что биомасса загущенного посева в точке b в ${}^{32}/_7$ раза больше, чем в точке a (рис. 1). В связи с тем, что до точки b относительная скорость роста растений независимо от загущения остается неизменной (W'/W=const), то и прирост биомассы за сутки W' [1] также будет одинаков у обоих посевов, а соотношение $W_b/W_a = W'_b/W'_a = {}^{32}/_7$. Следовательно, при равной биомассе сравниваемых посевов количество поглощаемой ФАР в таком незагущенном посеве станет пропорциональным отношению $W_b/W_a = W'_b/W'_a$ и составит, согласно (2),

$$W'_b/W'_a\,{}_AQ_a = {}^{32}/_7 \cdot {}^5/_{24} Q_0 = {}^{20}/_{21} Q_0. \qquad (3)$$

3. Разность значений (3) и (1) дает в точке b для двух посевов с одной и той же биомассой величину

$$\Delta_A Q_b = W'_b/W'_a\,{}_AQ_a - {}_AQ_b = {}^{20}/_{21} Q_0 - {}^6/_7 Q_0 = {}^2/_{21} Q_0. \qquad (4)$$

Эта разность есть уменьшение поглощаемой ФАР за сутки в сомкнувшемся ценозе. Так как, согласно (1), $Q_0 = {}^7/_6\,{}_AQ_b$, то (4) представим как

$$\Delta_A Q_b = {}^2/_{21} \cdot {}^7/_6\,{}_AQ_b = {}^1/_9\,{}_AQ_b. \qquad (4а)$$

Эта разность дает еще один к полученным ранее критерий оценки взаимодействия растений в сомкнувшемся ценозе, но уже по поглощенной радиации. Дело в том, что взаимодействие растений в загущающемся ценозе и возникновение величины B (по биомассе и т. д.) можно рассматривать как проявление двух противоположно направленных процессов (Мурей, Шульгин, 1977, 1978а, б, в): с одной стороны, имеет место увеличение суммарной площади листьев, прироста биомассы, интенсивности фотосинтеза и в конечном итоге энергии, запасаемой в структурной биомассе в ходе заполнения объема посева; с другой, — за счет загущения в ценозе имеет место уменьшение прихода ФАР к растениям и, следовательно, уменьшаются как прирост биомассы за сутки, так и биомасса всех растений относительно такого же числа незагущенных растений. Несмотря на это, отношение W'/W поддерживается на одном уровне (Мурей, 1974) за счет увеличения эффективности использования ФАР на фотосинтез в ходе изменения светового поля (Мурей, Шульгин, 1978а) и увеличения вторичного поглощения отражаемой и пропускаемой листьями ФАР (Мурей, Шульгин, 1978б). В результате до точки b соотношения взаимосвязанных процессов (скорости фотосинтеза, дыхания и других процессов, представленных на рис. 2) остаются также неизменными (Мурей, Шульгин, 1977). После точки b характер зависимости между этими процессами изменяется (рис. 1) и постоянные соотношения нарушаются.

Наличие противоположно направленных процессов при росте растений в посеве обусловливает существование такой точки, где наступает, как

---

[1] Под приростом биомассы за сутки для любой временной точки (например, a и b), через которую растения проходят практически мгновенно, понимаем такое приращение биомассы (dW/dt), которое отвечает образующимся с неизменной скоростью продуктам фотосинтеза (в расчете за сутки). Эта величина прироста — аналитическая, так как в течение суток одновременно имеет место и непрерывное использование этих же продуктов на увеличение листовой поверхности, которое приводит к изменению светового поля и, следовательно, ценотического взаимодействия растений. Такой подход к суточному приросту биомассы в ценозе позволяет изучать фотосинтетические функции как за сутки, так и за более короткие промежутки времени (теоретически вплоть до соизмеримых со временем поглощения кванта), исключая при этом внутрисуточную ритмику процессов.

известно, равенство скоростей многих физиологических параметров, отражающих эти процессы. Общеизвестно, что эта точка соответствует перелому (или изменению характера) зависимости процесса от величины (в данном случае ценотического) действия фактора (в данном случае от изменяющегося потока ФАР в ценозе). Ранее нами был рассмотрен ряд равенств в точке b, из которых получены соотношения скоростей физиологических процессов (рис. 2).

Используем принцип равенства скоростей для того, чтобы связать изменение прироста биомассы за сутки в точке b, с одной стороны, и уменьшение количества поглощенной ФАР за сутки, с другой. Эти показатели наиболее полно отражают два противоположно направленных «радиационных процесса» в ценозе и, естественно, они должны быть равны в одинаковых единицах измерения, в частности в единицах энергии.

4. Запишем, что количество энергии, запасенной в суточном приросте биомассы реальным посевом в точке b, равно $\gamma W'_b$, где γ — энергия в 1 г биомассы.[2] Согласно условию равенства скоростей в точке b

$$\gamma W'_b = \Delta_A Q_b = {}^2/_{21} Q_0 \tag{5}$$

или

$$\gamma W'_b / Q_0 = {}^2/_{21} \approx 9.5\%, \tag{5а}$$

что отвечает КПД падающей ФАР для сомкнувшегося посева (и отдельных растений в посеве) по продуктивности ${}_W\eta$.

Подставим в (5а) вместо Q_0 из (1) величину ${}_AQ_b$

$$\gamma W'_b / {}_AQ_b = {}^1/_9 \approx 11\%, \tag{5б}$$

что отвечает КПД для этого же посева (и отдельных растений) по продуктивности, но уже по поглощенной ФАР.

5. Для определения КПД поглощенной ФАР для одиночно растущих растений по продуктивности ${}_W\eta_a$ подставим в (5а) вместо Q_0 из (3) величину поглощенной ФАР растениями незагущенного посева с такой же биомассой ${}_AQ_a \cdot W'_b/W'_a$, как и в загущенном ценозе, но в котором нет взаимодействия по свету. Тогда

$$\gamma W'_b = {}^2/_{21}\, {}_AQ_a W'_b / W'_a, \tag{6}$$

откуда

$${}_W\eta_a = \gamma W'_a / {}_AQ_a = {}^1/_{10} = 10\% \tag{6а}$$

Соответственно КПД (от приходящей ФАР) одиночно растущих растений по продуктивности получим, если вместо ${}_AQ_a$ подставим в (6а) из (2)

$${}_W\eta_a = \gamma W'_a / {}_1Q_a = {}^1/_{10} \cdot {}^5/_6 = {}^1/_{12} \approx 8.33\% \tag{6б}$$

6. Определим КПД поглощенной ФАР по истинному фотосинтезу ${}_{P'}\eta$ путем подстановки в (5б) и (6а) соотношения $P'/W' = {}^5/_3$ из рис. 2. Тогда для растений в сомкнувшемся посеве (точка b)

$${}_{P'}\eta_b = \gamma W'_b / {}_AQ_b = {}^1/_9 \cdot {}^5/_3 = {}^5/_{27} \approx 18.5\% \tag{7}$$

и для растений вне загущения (в точке a), согласно (6а),

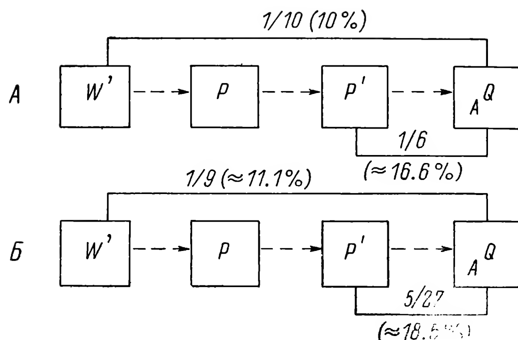
$${}_{P'}\eta_a = \gamma W'_a / {}_AQ_a = {}^1/_{10} \cdot {}^5/_3 = {}^1/_6 \approx 16.6\%. \tag{8}$$

---

[2] Хотя количество энергии, запасенной в 1 г структурной биомассы, может, как известно, варьировать в зависимости от условий, однако в данном случае знание точной и абсолютной величины γ не требуется. Дело в том, что в равных световых условиях Q_0 для обоих посевов в фазу роста вегетативных органов при P'/R=const величина γ также одинакова для одновозрастных растений в интервале a—b.

Рис. 5. Значения КПД поглощенной ФАР для целого растения по приросту биомассы ($W'/_AQ$) и по истинному фотосинтезу ($P'/_AQ$) за сутки.

А — растения вне загущения, *Б* — в сомкнувшемся ценозе (точка *b*). *Стрелками* обозначена последовательность определения параметров для расчета КПД, *сплошной линией* связаны параметры, определяющие КПД (в виде дроби или в процентах). Обозначения те же, что и на рис. 2—4.



ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставим полученные нами значения КПД по продуктивности (рис. 5) с имеющимися в литературе. По нашим данным, КПД для растения (от поглощенной ФАР) постоянен и до начала взаимодействия растений в ценозе (точка *a*) равен 10%, возрастает к моменту смыкания ценоза (точка *b*) до 11% и далее остается практически неизменным. Эти значения совпадают с данными (Устенко, 1963; Шатилов и др., 1970) о максимальных КПД сомкнувшихся посевов в оптимальных условиях при естественном освещении.

Согласно нашим данным, КПД по истинному фотосинтезу растения вне загущения (от поглощенной ФАР за сутки) постоянен и до начала взаимодействия растений в ценозе (точка *a*) равен 16.6%, возрастает к моменту смыкания листьев (точка *b*) до 18.5% и может в дальнейшем достигнуть (в дни максимального прироста биомассы) примерно 19.5—20.5%. Эти значения по существу совпадают с максимально возможными значениями, приводимыми Х. Г. Тоомингом (1969, 1977) для листьев. Так, используя экспериментальные данные ряда исследователей (Boysen-Jensen, Müller, 1929; Kusumoto, 1957; El-Sharkawy et al., 1957; Saeki, 1959) о максимальных величинах фотосинтеза и темнового дыхания, Х. Г. Тооминг рассчитал, что при 16-квантовом расходе с учетом дыхания максимальный КПД составляет 14% для разных C_3 видов и одинаков как для световых, так и теневых листьев. В связи с тем, что в величину истинного фотосинтеза входит компонент расхода энергии на светозависимые окислительные процессы (Мурей, Шульгин, 1977), тесно сопряженные с фотосинтезом (Чмора и др., 1976), но не учитываемые ни по приросту биомассы, ни по CO_2 темнового дыхания, следует, что значения КПД должны быть на $^1/_5$ больше от приводимых Х. Г. Тоомингом 14% и составлять ≈16.8%. Это совпадает с нашей величиной (16.6%) для растения в целом. Для C_4 видов (сорго, кукуруза), имеющих, как уже отмечалось, одинаковую максимальную продуктивность с C_3 формами, максимальный КПД истинного фотосинтеза, рассчитанный Х. Г. Тоомингом с учетом коэффициента затрат на дыхание, равен 16—17%. В этом случае величина КПД фотосинтеза выше, так как из газообмена уже самим растением внешне «исключены» расходы энергии истинного фотосинтеза на светозависимые окислительные процессы, не регистрируемые экспериментально по CO_2 в виде «фотодыхания». Иначе говоря, КПД остается тем же и также совпадает с нашими данными. Это в свою очередь означает, что как экспериментальные данные, использованные Тоомингом для расчетов, так и его модель фотосинтеза в концепции максимальной продуктивности вполне корректны.[3] Наконец, о стабильности, однозначности КПД по

[3] Вопрос о кажущемся противоречии между 8-квантовым расходом поглощенной ФАР, дающим теоретически максимальный КПД порядка 28—32% (при низкой интенсивности света, малой оптической плотности объекта), и ≈16-квантовым расходом поглощенной ФАР, дающим теоретически и практически реальный максимальный КПД по P' порядка 16% (при суточной дозе ФАР, отвечающей радиации приспособления листьев растения), в данной статье не рассматривается. Он будет обсуждаться

истинному фотосинтезу растений у C_3 и C_4 форм (достигаемого в наших опытах в диапазоне 50—150 вт/м² ФАР при 16 час. дне при оптимальности других факторов) свидетельствуют принципиально важные результаты исследований лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР по практически одинаковой скорости истинного фотосинтеза (при высоких концентрациях CO_2) у листьев различных видов и экотипов, произрастающих в самых разнообразных эколого-географических условиях (Заленский, 1963, 1977; Вознесенский, 1977).

Итак, полученные нами данные свидетельствуют о том, что в оптимальных условиях растения работают с постоянным и максимально возможным КПД фотосинтеза. Поддержание стабильности КПД и соотношений между фотосинтезом, дыханием, приростом биомассы характеризует высокую степень саморегуляции организма, направленную на сопряженность важнейших функций, т. е. на динамический гомеостаз системы. Это достигается за счет изменяемой архитектоники растения на всех уровнях ее структурной организации (Шульгин, 1973; Щульгин и др., 1975; Шульгин и др., 1978; Мурей, Шульгин, 1978 а, б, в), позволяющей поддерживать динамический энергетический баланс листа и растения в целом (Шульгин, 1973).

В связи с тем, что поглощаемая ФАР используется на фотосинтез и на испарение воды (Шульгин и др., 1960), тесно взаимосвязанные между собой самой организацией фотосинтетического аппарата (Шульгин, Мурей, 1978), при постоянном КПД ФАР для фотосинтеза водный режим выступает в естественных условиях важнейшим регулятором количества поглощаемой растением лучистой энергии, а отсюда — и роста биомассы и архитектоники организма. Как показано в обобщенном виде И. А. Шульгиным (1973), в оптимальных условиях водно-теплового режима адаптация растений направлена на максимальное поглощение ФАР. Адаптированность к суточной дозе ФАР проявляется в максимальных коэффициентах поглощения ФАР листьями (за счет содержания пигментов, анатомической структуры листа, поверхности хлоропластов), в значительной площади поверхности листьев *LAJ*, величины которых весьма стабильны у большинства видов в сходных условиях. Напротив, при недостатке влаги в почве, лимитирующем испарение воды в листе и пропорционально с этим и фотосинтез, растение «стремится» поддерживать максимальный и стабильный КПД, регулируя в онтогенезе (или филогенетически) самыми различными способами количество поглощаемой им ФАР, чтобы энергетический баланс был оптимальным и не было перегрева листьев. Здесь уменьшение количества поглощаемой ФАР достигается 1) уменьшением коэффициента поглощения света листьями за счет опушения, воскового налета, глянцевитости поверхности, увеличивающих отражение; 2) ориентацией листьев, уменьшающей приход ФАР к единице поверхности (лабильная или стабильная ориентация, в том числе как у «компасных» растений); 3) изменением реальной поверхности листьев, поглощающей свет (например, свертывание листа); 4) сезонным диморфизмом листьев, величина площади которых приурочена к сезонности водно-теплового режима; 5) сокращением поверхности ассимилирующих органов вплоть до редукции листьев и передачи функции фотосинтеза и транспирации стеблю. Однако даже в таком случае фотосинтетическая активность индивидуального растения (например, саксаул) остается высокой (Вознесенский, 1977).

Иными словами, формативные различия растений и их органов закономерно связаны с функциональной деятельностью, направленной на поддержание максимально эффективного в данных условиях использования ФАР и воды (Шульгин, 1973), т. е. на поддержание максимального КПД ФАР для растения в целом (Тооминг, 1977).

в специальном сообщении при анализе оптической роли гетерогенности структур листа, с которой связана вынужденная диссипация части поглощенной энергии.

КПД ФАР по продуктивности ценоза и скорость роста

Рассмотрим вопрос о максимальных величинах КПД ФАР по продуктивности ценоза ${}_{w}\eta$ для оптимальных условий за длительный интервал времени и сделаем это на примере наших данных для фазы роста вегетативных органов томатов. Определим среднюю величину ${}_{w}\bar{\eta}$ для интервала загущений a—b. Имеющиеся материалы позволяют дать аналитическое решение, излагаемое ниже.

Аналитическое решение и обсуждение данных

Ранее показано, что скорость роста растений посева в точке a (W'_a) равна

$$W'_a/{}_LW_a = K\,\frac{\ln(4.59+3.59/K)}{t_{a-b}}, \qquad (9)$$

а в точке b — в 4.59 раза больше (Мурей, 1974). Здесь ${}_LW_a$ — масса листьев в точке a, K — ценотический коэффициент (рис. 1), t_{a-b} — длительность вегетации посева (в сутках), отсчитываемая за период a—b. В ходе решения обратной задачи при определении количества приходящей ФАР были уточнены численные значения коэффициентов (Мурей, Шульгин, 1978 а, б, в). Так, ≈ 4.59 соответствует ${}^{32}/_{7}$, ≈ 3.59 — ${}^{25}/_{7}$, а K (≈ 1.56) — ${}^{25}/_{16}$ (рис. 1). С учетом этого $\ln(4.59+3.59/K)$ стал соответственно равен ${}^{48}/_{25}$, а скорость роста в точках a и b — $W'_a/{}_LW_a = 3/t_{a-b}$ и

$$W'_b/{}_LW_a = {}^{96}/_{7}/t_{a-b} \approx 13.7/t_{a-b}; \qquad (10)$$

тогда путем подстановки (10) в (5) или (6а) получаем выражение, энергетически связывающее количество падающей на площадь посева ФАР за сутки Q_0 и показатель скорости роста t_{a-b}

$$\frac{Q_0 t_{a-b}}{{}_LW_a} = 144\gamma. \qquad (11)$$

Выражение (11) принципиально: оно показывает, что количество энергии, запасаемой в биомассе, и величина самой биомассы за время t_{a-b} постоянны, т. е. увеличение количества падающей ФАР за сутки Q_0 за счет интенсивности ФАР требует меньшего времени на образование той же биомассы (закон дозы). В нашем случае диапазон таких интенсивностей ФАР простирается от 50 до 150 вт/м^2 при 16 час. дне. Это же экспериментально показано при выращивании ряда видов растений в факторостатных условиях (Шульгин, 1973): при 10—24 час. дне и 50—250 вт/м^2 ФАР (от ламп накаливания или ксеноновых) прирост биомассы прямо пропорционален длине фотопериода и суточной дозе, если она при этом не превышала таковую в условиях обитания вида. Поскольку в наших опытах было показано, что состав продуктов структурной биомассы при этом не менялся, то отсюда следует, что закону дозы подчиняются и все другие составляющие энергии P' и их компоненты (как за сутки, так и за более длительные интервалы времени). Справедливость закона дозы (по ФАР) при росте вегетативных органов показана и в других работах (Хит, 1972; Evans, 1972; Шевелуха, 1977). Следовательно, зная величину Q_0 за сутки в интервале a—b, которую легко получить из актинометрических наблюдений, можно определить t_{a-b} и тем самым рассчитать абсолютные значения (за сутки) P, R, W' в посевах разной густоты (в пределах этого периода роста). В свою очередь из выражения (11) следует также, что «большая кривая роста» однотипна для растений, по крайней мере для интервала a—b; ее вид определяется лишь скоростью роста (временем запасания энергии), зависящей от суточной дозы Q_0.

Полученные результаты дают возможность определить КПД ${}_{W}\bar{\eta}$ для посевов разной густоты. Так, например, в точке a приход ФАР к растениям в посеве равен ${}^{1}/_{4}Q_0$ и, следовательно, КПД для посева будет в 4 раза

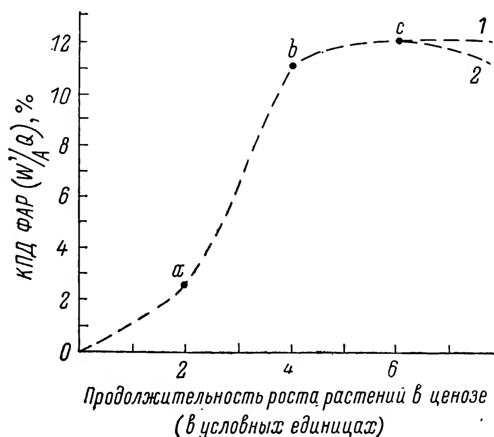


Рис. 6. Значения КПД поглощенной ФАР по приросту сухой биомассы ценоза.

a — начало ценотического взаимодействия растений (по свету), *b* — момент полного перекрытия листьями площади посева, *c* — момент максимального прироста биомассы (за сутки). *1* — КПД после точки *c* остается постоянным, *2* — КПД после точки *c* снижается.

меньше рассчитанного для одиночно растущих растений: ${}_W\bar{\eta}_a = {}^1/_{10} \cdot {}^1/_4 = {}^1/_{40} = 2.5\%$ по поглощенной (или ${}^1/_{48}$ от приходящей) ФАР.

Рассчитаем теперь средний КПД для посева за время t_{a-b} (от *a* до *b*). Это время в наших опытах варьировало от 7 до 15 суток в зависимости от Q_0. Ясно, что средний ${}_W\bar{\eta}$ за время t_{a-b} будет во столько раз меньше соответствующих значений для отдельных растений, во сколько раз падающая радиация на площадь посева $Q_0 t_{a-b}$ будет больше количества ФАР, приходящей к растениям за то же время $\int\limits_{t_a}^{t_b} {}_1Q dt$.

Для определения прихода ФАР обратимся к ранее полученной зависимости ${}_1Q_ц$ от $W_ц$ (Мурей, Шульгин, 1978 б), представленной на рис. 3. Для дипазона *a*—*b*

$$ {}_1Q_ц / {}_1Q_a = {}^{21}/_{25} (W_ц / W_a - 1) + 1. \tag{12} $$

Так как от *a* до *b* $W'/W = \text{const}$, то можно записать

$$ {}_1Q_ц / {}_1Q_a = {}^{21}/_{25} (W'_ц / W'_a - 1) + 1 \tag{12а} $$

или

$$ {}_1Q_ц = [{}^{21}/_{25} (W'_ц - W'_a)] {}_1Q_a / W'_a. \tag{12б} $$

Согласно (6б),

$$ {}_1Q_a / W'_a = 12\gamma. \tag{13} $$

Следовательно,

$$ {}_1Q_ц = 12\gamma \, [{}^{21}/_{25} (W'_ц - W'_a) + W'_a], \tag{14} $$

а интеграл ${}_1Q_ц$ от *a* до *b* равен

$$ \int\limits_{t_a}^{t_b} {}_1Q_ц dt = 12\gamma \, [{}^{21}/_{25} (W_b - W_a) + W_a]. \tag{15} $$

Подставив сюда численные значения ($W_b = 2 \cdot {}^{25}/_7$ и $W_a = {}^{25}/_{16}$) в расчете на 1 г массы листьев в точке *a* (Мурей, Шульгин, 1978 б), получим количество приходящей к растениям ФАР за время t_{a-b} на некую площадь посева, занимаемую (экранируемую) 1 г. листьев

$$ \int\limits_{t_a}^{t_b} {}_1Q_ц dt = 75\gamma; \tag{16} $$

тогда

$$ Q_0 t_{a-b} \Bigg/ \int\limits_{t_a}^{t_b} {}_1Q_ц dt = {}^{48}/_{25} = 1.92, \tag{17} $$

что совпадает со значением логарифма в выражении (10). Значит, средний КПД ФАР для посева по продуктивности почти в 2 раза меньше КПД

для одиночно растущих растений и равен $10/1.92 \approx 5.2\%$ по поглощенной ФАР. Следовательно, если считать, что в интервале густот до точки *a* максимальный КПД равен 2.5% (в точке *a*), от *a* до *b* — 5.2%, в точке *b*— 11% и от *b* до точки с максимальным приростом биомассы — ≈12%, то при равной длительности этих трех периодов в ходе роста одного и того же посева средний КПД ФАР по продуктивности составит $[(2.5/2+5.2+ +11.5): 3] \approx 6\%$ (рис. 6). Эта экспериментальная величина тождественна теоретическим значениям максимально возможного КПД, рассчитанного для высокопродуктивных посевов Ничипоровичем (1956) и Тоомингом (1977) и она реализуется в опытах при оптимальных условиях среды и естественных концентрациях CO_2 и O_2 в широком диапазоне интенсивностей ФАР. Разумеется, что с учетом длительности этих, как и последующих периодов роста, величина КПД ФАР может меняться как в большую (до 7—8%), так и в меньшую сторону.

Приведенная средняя величина (≈6%) свидетельствует о том, что исследуемые нами посевы работают в оптимальных условиях с теоретически возможными максимальными КПД. Полученные нами ранее количественные соотношения между процессами и константы могут быть применены для дальнейшего анализа использования энергии в растении на пути от поглощенной до запасаемой в биомассе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Одиночно растущие растения при оптимальных условиях водно-корневого питания и нормальных концентрациях CO_2 и O_2 имеют в широком диапазоне интенсивностей ФАР постоянные во времени и максимально возможные КПД поглощенной ФАР по продуктивности (10%) и по истинному фотосинтезу (16.6%). Эти величины одинаковы как для C_3, так и для C_4 видов растений. Суточная доза ФАР — приходящая к растению и поглощаемая им — влияет лишь на скорость роста биомассы через интенсивность фотосинтеза, дыхания и составляющих их компонентов (за сутки) в соответствии с единой экспоненциальной «большой кривой роста».

Из этого следует, что увеличение КПД ФАР по величине биомассы и по истинному фотосинтезу одиночно растущего растения (или растения в ценозе) в оптимальных условиях обитания (т. е. адаптированного к этим условиям), по-видимому, невозможно без изменения единых для высших зеленых растений фундаментальных, стехиометрически взаимосвязанных между собой механизмов (фотосинтеза и других процессов), ставших генетически консервативными в ходе длительной эволюции и естественного отбора растений.

2. Постоянные значения КПД ФАР по биомассе растений в оптимальных условиях их роста определяют значения КПД ФАР по продуктивности посева как в отдельные периоды формирования ценоза, так и за все периоды. С момента начала фотосинтетической деятельности до начала радиационного взаимодействия растений в ценозе КПД ФАР для посева возрастает до 2.5%; к моменту полного смыкания листьев он увеличивается до 11%, после чего остается практически постоянным (≈ 11.5%) до периода снижения скорости прироста биомассы ценоза. Таким образом, КПД ФАР посева по биомассе составляет в среднем 6%, что и является теоретически максимальной величиной.

Из этого следует, что проблема достижения высокого КПД ФАР для посева является проблемой не только реализации практически достижимого теоретически возможного максимального КПД, свойственного отдельному растению в оптимальных условиях роста, но и проблемой эффективного использования приходящей на единицу площади посева ФАР.

В связи с тем, что в естественных условиях солнечная радиация далеко не всегда является лимитирующим фактором, высокая величина КПД ФАР может достигаться прежде всего (согласно теории фотосинтетической продуктивности) за счет комплекса агротехнических мероприятий, выведения и районирования устойчивых сортов с такой архитектоникой, при

которой растение (особенно в ценозе) способно с наибольшей эффективностью утилизировать изменяющуюся в течение дня ФАР. При этом важное значение приобретает вопрос об оптимальной густоте посева (требующий учета архитектоники растения, его индивидуального листового индекса), о сроках сева, определяющих скорость роста, длительность каждого из периодов роста (до *a*, от *a* до *b* и т. д.), приуроченность периода интенсивной фотосинтетической деятельности посева к периоду формирования запасающих или репродуктивных органов в соответствии с ритмом развития на фоне ритма сезонных явлений. В этом случае огромную роль играют закономерности онтогенеза данного вида растений.

3. В естественной обстановке стабилизация растением КПД ФАР, поддержание сопряженности между основными функциями организма на фоне меняющихся (или различных) в течение дня, сезона и т. д. погодно-климатических условий достигаются саморегуляцией скоростей физиологических процессов.

В различных условиях обитания динамический энергетический баланс, т. е. динамический гомеостаз физиологических процессов за длительный интервал времени достигается при помощи архитектоники растений на всех уровнях их структурной организации.

Авторы считают своим приятным долгом выразить благодарность В. Л. Вознесенскому, О. В. Заленскому, Х. Г. Тоомингу за обсуждение работы.

ЛИТЕРАТУРА

В о з н е с е н с к и й В. Л. (1977). Фотосинтез пустынных растений. — З а л е н с к и й О. В. (1963). Максимальная потенциальная интенсивность фотосинтеза растений Памира и других климатических областей. Тр. Памирск. биол. станции, 1. — З а л е н с к и й О. В. (1977). Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. Тимирязевские чтения, 37-е, Л. — М о р о з о в В. Л. (1978). Радиационный режим, структура и продуктивность Камчатского крупнотравья. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — М у р е й И. А. (1974). Скорость роста растений в посевах при их загущении. Физиол. раст., 21, 6. — М у р е й И. А. (1976). Затраты на дыхание в период вегетативной фазы роста томатов. Физиол. раст., 23, 5. — М у р е й И. А., И. А. Ш у л ь г и н. (1977). О составляющих баланса истинного фотосинтеза в период вегетативной фазы роста растений. Физиол. раст., 24, 6. — М у р е й И. А., И. А. Ш у л ь г и н. (1978а). Об увеличении эффективности использования ФАР растениями при загущении. Физиол. раст., 25, 3. — М у р е й И. А., И. А. Ш у л ь г и н. (1978б). Физиологический анализ приходящей ФАР к растению. Бот. ж., 63, 7. — М у р е й И. А., И. А. Ш у л ь г и н. (1978в). Количественный физиологический анализ поглощения ФАР растением. Физиол. раст., 25, 4. — Н а с ы р о в Ю. С. (1969). Биологическая продуктивность естественных растительных сообществ и коэффициент использования ФАР в различных вертикальных поясах Таджикистана. В кн.: Общие теоретические проблемы биологической продуктивности. — Н и ч и п о р о в и ч А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Тимирязевские чтения, 15-е, М. — Н и ч и п о р о в и ч А. А. (1963). О путях повышения продуктивности фотосинтеза растений в посевах. В кн: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М. — Н и ч и п о р о в и ч А. А., Л. Е. С т р о г о н о в а, С. Н. Ч м о р а, М. П. В л а с о в а. (1961). Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. — Н и ч и п о р о в и ч А. А., И. А. Ш у л ь г и н. (1976). Фотосинтез и использование энергии солнечной радиации. В кн.: Ресурсы биосферы, 2. — О д у м Ю. (1975). Основы экологии. — Р о г а ч е н к о А. Д. (1971). Радиационные факторы и продуктивность фотосинтеза посевов кукурузы в условиях орошения. В кн.: Фотосинтез и использование солнечной энергии. — Р о с с Ю. К. (1975). Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. — Т о о м и н г Х. Г. (1969). О теоретически возможном КПД фотосинтеза с учетом дыхания. В кн.: Вопросы эффективности фотосинтеза. Инст. физики и астрономии АН ЭстССР, Тарту. — Т о о м и н г Х. Г. (1977). Солнечная радиация и формирование урожая. — У с т е н к о Г. П. (1963). Фотосинтетическая деятельность растений в посевах как основа формирования высоких урожаев. В кн.: Фотосинтез и вопросы продуктивности растений. М. — Х и т О. (1972). Фотосинтез. — Ч м о р а С. Н., Г. А. С л о б о д с к а я, А. А. Н и ч и п о р о в и ч. (1976). Ингибирование углекислотного газообмена C_3 растений кислородом в условиях высокой концентрации CO_2. Физиол. раст., 23, 5. — Ш а т и л о в И. С., А. Г. З а м а р а е в, Е. Е. Л ю б и м о в а, Р. М. О к н и н а, Г. В. Ч а п о в с к а я. (1970). Использование света полевыми культурами и травостоем долголетних пастбищ. В кн.: Важнейшие проблемы фотосинтеза в растениеводстве. — Ш е в е л у х а В. С. (1977). Периодичность роста сельскохозяйственных растений и пути ее регулирования. — Ш у л ь г и н И. А. (1963). Морфофизиологические приспособления у растений к свету. — Ш у л ь г и н И. А. (1973). Растение и солнце. — Ш у л ь г и н И. А., А. Ф. К л е ш н и н, И. П. Щ е р б и н а.

(1960). Энергетический баланс листьев растений в естественных условиях. Вестн. МГУ, сер. биол., почвовед., 6. — Шульгин И. А., С. В. Климов, А. А. Ничипорович. (1975). Об адаптивности архитектоники растений к солнечной радиации. Физиол. раст., 22, 1. — Шульгин И. А., А. А. Ничипорович, С. В. Климов, И. А. Мурей. (1977). К структурной организации листа как оптико-фотосинтезирующей системы. Физиол. раст., 24, 4. — Шульгин И. А., И. А. Мурей. (1978). Поглощение лучистой энергии и транспирация зеленого листа. Биол. науки, 2. — Шульгин И. А., И. А. Мурей, А. А. Ничипорович. (1978). О структурно-функциональной организации листа как целостной фотосинтезирующей системы. Физиол. раст., 25, 1. — Ягнова С. Н. (1973). Продуктивность фотосинтеза и использование растениями кукурузы солнечной радиации при разной густоте посева. Тр. Волж. НИИ орошаем. земледелия, 2. — Aslyng H. C. (1975). Solenergi, vand og planterpoduktion. Nord. jordbrugsforsk., 57, 1. — Boysen-Jensen P., D. Müller. (1929). Über die Kohlensäureassimilation bei *Marchantia* und *Peltigera*. Jahrb. für wiss. Bot., 70, 3. — Dykyjova D. (1971). Productivity and solar energy conversion in reed-swamp stands in comparison with outdoor mass cultures of algae in the temperature climate Central Europe. Photosynthetica, 5, 4. — Eagles C. F. (1973). Effect of light intensity on growth of natural populations of *Dactylis glomerata* L. Ann. Bot., 37. — El-Sharkawy M. A., R. S. Loomis, W. A. Williams. (1957). Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. Physiol. Plantarum, 20, 1. — Evans G. C. (1972). The quantitative analysis of plant growth. — Kusumoto T. (1957). Physiological and ecological studies on the plant production in plant communities. Bot. Mag. (Tokyo), 70, 832. — Saeki T. (1959). Variation of photosynthetic activity with aging of leaves and total photosynthesis in a plant community. Bot. Mag. (Tokyo), 72, 856.

Институт физиологии растений АН СССР, Москва.

Получено 30 III 1978.

SUMMARY

It was demonstrated that the effectivity of utilization of PhAR absorbed by a single growing plant (within the wide range of PhAR intensities — 50 to 150 wt/m^2 — and under the optimal growth conditions, which are constant during the day-time of the experiment) is constant during the growth of vegetative organs and is equal to 10% of biomass formation and to 16.6% of net-photosynthesis.

In cenosis, from the begining of cenotic interaction to total canopy overlaping in cenosis, absorbed PhAR increases up to 11% in biomass formation and to 18,5% in net-photosynthesis.

During the growth of vegetative organs the effectivity of utilization of PhAR absorbed in cenosis productivity varies from 2.5% (the begining of cenosis interaction) to 11% (in overlaped canopies), in average 5.8%.

Ways of plant adaptation to solar radiation to maintain maximal effectivity of photosynthetic functions are discussed.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.89

М. Г. Пименов

SIELLA M. PIMEN. — НОВОЕ НАЗВАНИЕ ХОРОШО ИЗВЕСТНОГО РОДА *UMBELLIFERAE*

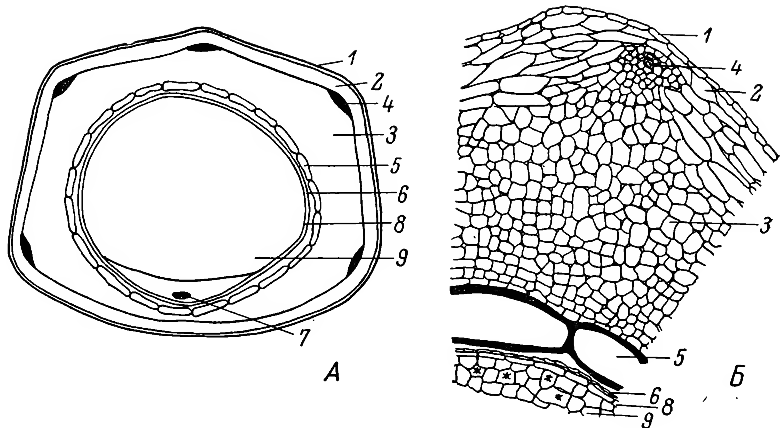
M. G. PIMENOV. *SIELLA M.* PIMEN. — A NEW NAME OF THE WELL-KNOWN GENUS OF *UMBELLIFERAE*

Самостоятельность родов *Berula* Koch non Hoffm. ex Bess. и *Sium* L. определяется своеобразием строения их плодов, значительно различающихся у обоих таксонов. Однако название *Berula* Koch нельзя применять для наименования рода, широко известного под этим названием, из-за наличия более раннего омонима *Berula* Hoffm. ex Bess., относящегося к роду *Sium*. Для рода *Berula* Koch предлагается новое название *Siella* M. Pimen., а для единственного на территории СССР вида этого рода новая номенклатурная комбинация — *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen.

В важной в номенклатурном отношении работе В. Бессера (Besser, 1822) были опубликованы название и описание нового рода *Umbelliferae* — *Berula* Hoffm. ex Bess. с одним видом *B. lancifolia* (Bieb.) Hoffm. ex Bess., который, естественно, должен считаться типовым. Описание нового рода в работе Бессера весьма краткое: «Planta habitu nimis affinis *Drepanophyllo palustris*, seminibus vero adeo diversa, ut omnimo separati debeat».

Род *Berula* в настоящее время принят почти во всех региональных обработках зонтичных обычно как монотипный с единственным видом *B. erecta* (Huds.) Coville или реже (Шишкин, 1950) как битипный, содержащий, кроме упомянутого вида, еще *B. orientalis* Woron. Самостоятельность последнего вида недостаточно обоснована, и, вероятно, его нужно трактовать, следуя Б. М. Козо-Полянскому (1914а), как внутривидовой таксон. Как бы то ни было среднеазиатские растения весьма близки к распространенным в других частях обширного ареала (Европа, Передняя Азия, Иран, Афганистан, Северная и Южная Америка, Австралия) *B. erecta*, с которой собственно и ассоциируется современное представление о роде *Berula*. Обычно отмечают близость *Berula* и *Sium* L. по габитуальным признакам и отличия в строении плодов, определяющие родовую самостоятельность рассматриваемого таксона по отношению к роду *Sium*.

Плоды видов, относимых к *Berula*, действительно достаточно своеобразны (см. рисунок). В общих чертах они описаны Козо-Полянским (1914б), отметившим две их наиболее существенные диагностические особенности: циклическое расположение крупных, примыкающих один к другому секреторных канальцев во внутреннем слое перикарпа и наличие мощного слоя воздухоносной ткани снаружи от канальцев. Этот слой, включая канальцы, Козо-Полянский трактует как эндокарп. Нам представляется, однако, что описываемые плоды имеют двуслойный, подобно *Cachrys*, мезокарп, состоящий снаружи из тонкостенной паренхимы, а внутри — из пробковидной воздухоносной паренхимы из клеток с вторично одревесневшими оболочками, лишенными щелевидной пористости. Тогда секреторные канальцы ограничивают мезокарп внутри, а мелкие проводящие пучки лежат в его толще на границе воздухоносной и тонкостенной паренхимы.



Поперечный срез мерикарпия *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen. (*А* — схема, *Б* — фрагмент).

1 — экзокарп, *2* — тонкостенная паренхима мезокарпа, *3* — трансформированная воздухоносная паренхима мезокарпа («плеенхима»), *4* — проводящие пучки, *5* — циклические секреторные канальцы, *6* — эндокарп, *7* — проводящий пучок фуникулуса, *8* — семенная оболочка, *9* — эндосперм.

С номенклатурой *Berula* не все обстоит так ясно, как это можно было бы заключить из отсутствия в последнее время критической таксономической литературы по этому роду. Обращают на себя внимание два момента:

1) в большинстве обработок *Umbelliferae* (см., например, Boissier, 1872; а из современных — Tutin, 1968; Черепанов, 1973; Pesmen, 1973) автором рода считается В. Кох (Koch, 1826) и лишь в немногих (Шишкин, 1950; Hiroe, 1958) — Бессер, в работе которого это название было впервые опубликовано Гоффманом;

2) тип рода, единственный вид, упоминавшийся при описании в работе Бессера, — *B. lancifolia* (Bieb.) Hoffm. ex Bess., по современным представлениям, относится в роду *Sium* и идентичен *S. sisaroideum* DC. При признании автором рода Коха типификация могла бы быть изменена. Так, С. К. Черепанов (1973) в качестве лектотипа рода *Berula* Koch приводит *B. erecta* (Huds.) Coville. Такая типификация была сделана еще М. Хиро (Hiroe, 1959), но для рода *Berula* Hoffm. ex Bess., хотя, предлагая новый лектотип, он должен был бы считать Коха автором рода.

Эта запутанная номенклатурная ситуация была вскрыта еще в начале нашего века Козо-Полянским (1913, 1914а), которому мы обязаны разъяснением многих неясных вопросов ранней номенклатурной истории *Sium* и *Berula*. В работе Козо-Полянского подчеркнуто также существенное различие родов *Berula* Koch и *Sium*. Такая точка зрения разделялась многими предшественниками Козо-Полянского и большинством новейших систематиков, но некоторые, например, Друде (Drude, 1898), Тодор (Todor, 1958) и Шоо (Soó, 1965), придерживались противоположной точки зрения.

Однако с таксономическими и номенклатурными выводами Б. М. Козо-Полянского трудно согласиться. Подчеркивая неоднородность рода *Sium* в понимании Линнея, Козо-Полянский, следуя Гоффману (Hoffmann, 1814), избрал в качестве лектотипа *S. erectum* Huds. (*S. angustifolium* L.), что привело к синонимизации *Berula* Koch с *Sium* и пониманию последнего в том объеме (по Козо-Полянскому, два вида; один из них с двумя разновидностями), который мы привыкли принимать для *Berula*. Наоборот, виды *Sium* секции *Eusium* выделены им в особый род *Drepanophyllum* Wib., а sect. *Sisarum* DC. (*Berula* Hoffm. ex Bess.) отнесены к роду *Pimpinella* L. (!?).

Такое номенклатурное решение неправильно. *S. angustifolium* L. описан во втором издании «Species plantarum» и не упоминается в первом, где описан род *Sium* L., поэтому этот вид не может быть лектотипом рода, и вполне понятно, почему точка зрения Козо-Полянского в дальнейшем

не приобрела себе сторонников. Одновременно с первой публикацией Козо-Полянского вышла в свет работа о флоре Северной Америки Бриттона и Брауна (Britton, Brown, 1913), где последовательно проведена типификация родов и лектотипом рода *Sium* выбран *S. latifolium* L. Хотя изменение типификации, данной Бриттоном и Брауном, в принципе не исключается (иногда оно просто необходимо), в данном случае оно было поддержано Хичкоком и Грин (Hitchkock, Green, 1930).

Это стабилизировало номенклатуру рода *Sium*, но совсем не в том понимании, на котором настаивал Козо-Полянский. Его *Drepanophyllum* и *Pimpimella* sect. *Sisarum* оказались излишними и не были приняты в подавляющем большинстве более поздних таксономических работ.

Настало время разобраться и с номенклатурой рода *Berula*. В этом вопросе после работ Козо-Полянского не наблюдалось реального прогресса. Так, Б. К. Шишкин (1950), отчасти следуя Козо-Полянскому, цитирует *Berula* Hoffm. ex Bess. в синонимике *Sium* L. sect. *Sisarum* DC., но через три страницы, следуя, вероятно, другой традиции, ту же цитату *Berula* Hoffm. ex Bess. употребляет в значении *Berula* Koch — отдельного рода с двумя видами *B. erecta* и *B. orientalis*. Почти все другие авторы, как уже отмечено, принимают *Berula* Koch.

Таким образом, таксон, который мы привыкли называть *Berula*, реально существует как самостоятельный род семейства *Umbelliferae*, но не имеет законного названия. Назвать его *Berula* нельзя: *Berula* Hoffm. ex Bess. есть синоним *Sium* L. sect. *Sisarum*, а *Berula* Koch есть поздний и, следовательно, незаконный омоним.

Предлагаю новое название:

Siella M. Pimen. nom. nov. — *Berula* Koch. 1826, in Roehl. Deutsch. Fl. 2 : 433, non Hoffm. ex Bess. 1822, Enum. pl. Volhyn. : 44. — *Sium* L. sect. *Berula* DC. 1830, Prodr. 4 : 125.

Typus: *S. erecta* (Huds.) M. Pimen. comb. nov. — *Sium erectum* Huds. 1762, Fl. Angl. : 103.

Этот вид имеет обширную синонимику, которую можно найти у Козо-Полянского (1914а), Теллунга (Thellung, 1926) и Шишкина (1950). В ней, однако, мы не нашли ни одного родового названия, кроме *Sium*, или таких, как *Apium* и *Selinum*, к которым вид относился чисто формально, а не на основании общности существенных признаков.

ЛИТЕРАТУРА

Козо-Полянский Б. М. (1913). Заметки о зонтичных. III. Номенклатурная справка о *Sium lancifolium* M. B. Тр. Бот. сада Юрьевск. унив., 14, 3. — Козо-Полянский Б. М. (1914а). Observations sur le genre *Sium* L. sensu DC. Бюлл. МОИП, 28. — Козо-Полянский Б. М. (1914б). О филогении родов *Umbelliferae* Кавказа. I. *Apioideae*. Тр. Тифл. бот. сада, 16. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Шишкин Б. К. (1950). Роды *Sium* L. и *Berula* Hoffm. ex Bess. Флора СССР, XVI. — Besser W. (1822). Enumeratio plantarum hucusque in Volhynia, Podolia gub. Kiioviensi, Bessarabia cis-turaica et circa Odessam collectarum, simul cum observationibus in Primitias Floras Galiciae austriacae. Wilna. — Boissier E. (1872). Flora orientalis. 2. Genevae et Basiliae. — Britton N., A. Brown. (1913). An illustrated flora of the northern United States, Canada and British possessions. — Drude O. (1898). *Umbelliferae*. In: A. Engler, K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, 8. — Hiroe M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan). I. Kyoto. — Hitchkock A. S., M. L. Green. (1930). Standard-species of Linnean genera of Phanerogamae. Int. Bot. Congr. Cambridge, Nomencl. Prop. Brit. Bot. London. — Hoffmann G. F. (1814). Genera plantarum Umbelliferarum. — Koch W. (1826). *Berula* W. Koch. In: Roehling. Deutsch. Fl., 2. — Pesmen H. (1973). *Berula* W. Koch. In: P. H. Davis. Flora of Turkey and the east Aegean Islands. — Soó R. (1965). Species et combinationes novas florae Europae precipue Hungariae. III. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 11, 1—2. — Thellung A. (1926). *Umbelliferae*. In: G. Hegi, Illustrierte Flora von Mittel-Europa, 5, 2. — Todor I. (1958). *Umbelliferae*. In: Frora Rep. Pop. Romine, 6. — Tutin T. G. (1968). *Berula* Koch. In: Flora Europaea, 2. Cambridge.

Московский государственный университет.

Получено 15 IV 1977.

УДК 005 : 582.26

Н. И. Караева

НОВЫЙ ПОДПОРЯДОК ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

N. I. KARAYEVA. A NEW SUBORDER OF DIATOMS

Описан новый подпорядок *Haplaulonoraphineae* nov. subord. с одноименным семейством и одним родом *Proschkinia* nov. gen. Род представлен тремя видами, ранее относимыми к роду *Navicula* Bory. Основным признаком подпорядка является простой каналовидный шов, лишенный каналовых пор.

Многочисленными исследованиями установлено, что типичный щелевидный шов диатомей представляет собой щель на внутренней поверхности створки, сопровождаемую двумя продольными ребрами (Караева, Шевченко, 1974; Hasle, 1974; Schrader, 1974; Караева, 1975, и др.), которые мы предлагаем называть осевыми. Этот шов имеет различные варианты строения и присущ большому числу видов родов подпорядка *Diraphineae*-*Mastogloia* Thw., *Navicula* Bory, *Diploneis* Ehr., *Pleurosigma* W. Sm., *Gyrosigma* Hass. и др. (рис. 1, *1*, *2*, см. вклейку).

С помощью электронного микроскопа (ЭМ) установлено, что у некоторых представителей рода *Navicula* строение шва резко отличается от типичного щелевидного, характерного для подпорядка *Diraphineae* (Geissler, Gerloff, 1964; Караева, 1975). Осевые ребра этих видов *Navicula* неравны по высоте, более высокое ребро загнуто так, что вместе они образуют трубку или канал, аналогичный типичному каналу представителей другого подпорядка — *Aulonoraphineae*. На наружной поверхности створки трубка открывается щелью, как и типичный каналовидный шов у видов из *Aulonoraphineae*. Однако в отличие от последних трубка у этих видов *Navicula* лишена каналовых пор и сообщается с полостью панциря еще одной щелью, образуемой неполностью сомкнутыми краями осевых ребер. Это мы наблюдали у каспийских видов *Navicula complanatoides* Hust. (рис. 2, *1*, *2*, см. вклейку) и *N. bulnheimii* Grun. В некоторых случаях трубка может не сообщаться с полостью панциря (результат сращения краев ребер?), как это имеет место у *N. tubulifera* Geissler et Gerloff, обитающей на илистых отмелях Северного моря (Geissler, Cerloff, 1964). Шов у указанных трех видов рода *Navicula* можно условно назвать «простым каналовидным швом». Несмотря на малый объем исследований, уже сейчас отмечены различия в строении шва, например, полная или неполная замкнутость на внутренней поверхности створки. При полной замкнутости остается пока неясным механизм движения клеток. В целом все сказанное о морфологии рассматриваемых трех видов указывает на возможность выделения их в новый род.

Учитывая важную роль в эволюции диатомовых водорослей возникновения типичного каналовидного шва и исходя из представления о том, что диатомеи с таким швом представляют вершину эволюционного развития этой группы водорослей, мы считаем важным определение систематического положения этого нового рода.

До настоящего времени диатомеи, которые заполнили бы разрыв между видами со щелевидным и типично каналовидным швом, не были известны. Новый род по своей морфологии занимает промежуточное положение между диатомеями с этими двумя типами швов. Наличие у видов нового рода шва, построенного по принципу трубки, а не простой щели, не позволяет рассматривать его в составе не только рода *Navicula* Bory, но и в подпорядке *Diraphineae*, хотя по общему плану строения панциря он близок к ним. Поместить же новый род, основываясь на наличии каналовидного шва, хотя и не типичного, в подпорядок *Aulonoraphineae* не позволяют общий уровень морфологической дифференциации панциря, простой по строению канал, отсутствие у него порового аппарата.

Исходя из общих принципов, положенных в основу классификационной системы *Bacillariophyta*, очевидна необходимость выделения этого рода в новые одноименные семейство и подпорядок простоканалошовных, расположив последний перед *Aulonoraphineae*.

Haploaulonoraphineae Kar. nov. subord.

Frustula tenuissima, facie connectivali rectangulata angulis rotundatis, copulis plus minusve numerosis. Valvae lanceolatae, apicibus acutis vel rostriformis. Area axialis anguste linearis, area centralis transapicaliter dilatata, interdum unilateralis cum poro separato. Striae transapicales medio distantiores, delicatissime lineolatae, lineae mediae perpendiculares vel in medio valvae leniter radiales ad apices convergentes et paulum densiores. Raphe generis *Nitzschia* Hass. similis sed in cavum frustulorum fissura dehiscens vel integra (fig. 1, *3*, *4*; 2).

Subordo monotypicus.

Haplaulonoraphinaceae Kar. nov. fam.

Familia charactere subordinis, monotypica.

Proschkinia Kar. nov. gen.

Genus charactere familiae. In honorem algologi cl. A. I. Proschkinae-Lavrenkoae denominatum est.

Typus: *Proschkinia bulnheimii* (Grun.) Kar. comb. nov. — *Navicula bulnheimii* Grun. (1880) in Van Heurck, Syn., Taf. 14, fig. 6a.

Подпорядок *Haplaulonoraphineae* Kar. nov. subord.

Панцирь тонкостенный, прямоугольный с закругленными концами, обычно с очень нежно линеолированными более или менее многочисленными вставочными ободками. Створки узкие ланцентные, концы вытянутые, заостренные или клювовидно оттянутые. Осевое поле обычно узколинейное или неразвитое, на середине иногда расширяется не всегда симметрично. Центральное поле на одной его стороне обычно со стигмой, представляющей двугубый вырост или же укороченный цилиндрический вырост на внутренней поверхности створки, открытый внутрь панциря. Структура очень нежная, из поперечных ребер, чередующихся с параллельными или лишь на середине слабо радиальными штрихами. У концов створки штрихи учащаются и обычно переходят в конвергентные, окружают дистальные концы шва. Система шва образована трубкой, расположенной на внутренней поверхности створки под щелью. Трубка открывается в полость клетки продольной щелью или замкнута. Шов не достигает концов створки.

Подпорядок включает лишь одно семейство с одним родом.

Семейство **Haplaulonoraphinaceae Kar. nov. fam.**

Семейство имеет все признаки подпорядка, монотипно.

Род **Proschkinia Kar. nov. gen.**

Признаки рода совпадают с признаками семейства.

Тип рода: *Proschkinia bulnheimii* (Grun.) Kar. comb. nov. — *Navicula bulnheimii* Grun. (1880) in Van Heurck, Syn., Taf. 14, fig. 6a.

Род включает три вида, описание одного из них — *P. bulnheimii* (Grun.) Kar. — приведено в советской литературе, для двух других описания приведены ниже.

Proschkinia tubulifera (Geissler et Gerloff) Kar. comb. nov. Син.: *Navicula tubulifera* Geissler et Gerloff, Nov. Hedw. 7, 1964 : 486.

Створки удлиненно-ланцетные с остро заругленными концами, 20—45 мкм дл., 3—5 мкм шир. Шов прямой, каналовидный, не сообщается с полостью панциря. Центральные поры сближенные. Осевое поле узколинейное, центральное расширено поперек. Поперечные штрихи на середине слабо радиальные, 12—14 в 10 мкм, у концов створки параллельные, учащаются до 16 в 10 мкм, реже переходят в конвергентные, штрихи окружают дистальные концы шва. Структура штрихов нежно линеолированная, линеолы различимы лишь с помощью ЭМ.

Эвгалобный морской вид, известен из илистых отмелей у Вильгельмсхафена (Северное море).

Proschkinia complanatoides (Hust.) Kar. comb. nov. Син.: *Navicula complanatoides* Hust. (1962), Kiesel.: 341, f. 1451. — *Navicula poretzkajae* O. Korotk. sensu Караева (1972), Диат. Касп. м.: 115.

Панцирь с пояска прямоугольный, с закругленными углами и многочисленными, очень нежно линеолированными вставочными ободками. Створки ланцетные с вытянутыми заостренными загнутыми концами (рис. 1, *3*; 2, *3*), 25—40 мкм дл., 3.3—5.5 мкм шир. Шов простой каналовидный, открывается в полость панциря продольной щелью, не достигает концов створки (рис. 1, *3*, *4*). Осевое поле узкое, линейное, центральное асимметрично, расширено с одной стороны до краев, на противоположной стороне штрихи несколько разрежены, средний штрих укорочен, перед ним расположена стигма. Электронномикроскопическое исследование показало, что стигма представляет собой короткий цилиндрический вырост на внутренней поверхности створки, окруженный утолщенным слоем кремнезема, в котором иногда просматриваются два-три мелких отверстия (по-видимому, поры — рис. 2, *1*, *2*). Структура очень нежная, поперечных штрихов 21—24, на середине они параллельные, переходят к концам в конвергентные и окружают дистальные концы шва (рис. 2, *4*). Штрихи линеолированные; сканирующий ЭМ показал, что линеолы чередуются с очень нежными продольными ребрами, расположенными на наружной поверхности створки (рис. 2, *3*).

Морской вид, до сего времени был известен только в приливной зоне у Индомалайского архипелага и у о. Мадейры. Впервые приводится для СССР — широко распространен в Среднем и Южном Каспии.

Как видно из приведенного выше описания, радикалом нового подпорядка является каналовидный шов без каналовых пор. При этом следует оговориться, что с помощью светового микроскопа обнаружить подобный шов почти невозможно (в отличие от видов из подпорядка *Aulonoraphineae*, у которых хорошо различимые фибулы являются безусловными индикаторами типа шва). В связи с этим вновь встает обсуждаемый на протяжении многих лет вопрос о месте и значении электронномикроскопических исследований в альгологии. Как известно, систематика диатомовых водорослей до настоящего времени базировалась лишь на признаках, достаточно хорошо различимых в световом микроскопе. Но большинству диатомистов, работающих с ЭМ, не удалось избежать искушения описывать новые виды и переописывать старые с помощью этого прибора. Наиболее показателен в этом отношении детально исследованный в последние годы род *Thalassiosira* Cl. Об этом же свидетельствует содержание нескольких последних выпусков приложения к «Nova Hedwigia», посвященных диатомеям. Причина заключалась в том, что использование ЭМ давало возможность расширения границ морфологического критерия, а в отдельных случаях только с его помощью удалось получить новые высокоспецифичные данные, служащие таксономическим целям, и установить гиатусы между отдельными видами. В самом деле при сравнительно небольшом числе признаков, имеющихся в распоряжении диатомиста, и в случаях сильной изменчивости признаков только ЭМ позволяет исследователю вместо употребления сборного понятия «шипики» использовать альтернативный выбор — «выросты двугубые» или «выросты подпертые»; вместо безликого однообразного повторения «шов нитевидный», кочующего из диагноза в диагноз, у большинства навикулоидных диато-

мей различать «шов щелевидный» или «шов простой каналовидный». В то же время невозможно игнорировать и тезис противников ЭМ о том, что ЭМ не может быть использован широким кругом исследователей. Разрешение возникшего противоречия в конкретном случае описанного нового подпорядка состоит опять же в расширении электронномикроскопических исследований бентосных диатомовых водорослей с тем, чтобы уточнить объем подпорядка и установить комплекс признаков, сопутствующих простому каналовидному шву и хорошо различимых при этом и в световом микроскопе. Такие признаки будут являться индикаторами именно этого типа строения шва. Пока что можно указать лишь следующие признаки, общие для исследуемой группы диатомей: панцирь с многочисленными вставочными ободками; вытянутая форма створки; параллельные или лишь на середине слабо радиальные штрихи, у концов конвергентные и окружающие шов; узкое линейное осевое поле и «стигма» на среднем поле (рис. 1, *2*, *3*; 2). Последний признак выявлен лишь у двух из трех представителей группы, однако возможно, что он не обнаружен у третьего по чисто техническим причинам. В литературе отмечена трудность обнаружения в некоторых случаях выростов типа стигмы с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (Schoeman et al., 1976).

Исходя из указанных общих признаков группы и учитывая возможности электронной микроскопии для исследования панциря диатомовых водорослей, можно предсказать круг форм, среди которых следует вести поиски для пополнения нового подпорядка видами. Несомненно, что его объем не ограничивается тремя представителями, хотя, по-видимому, и не может быть особенно велик. Прежде всего это виды, ранее выделяемые в род *Libellus* Cl., а ныне в большинстве своем перенесенные Ф. Хустедтом (Hustedt, 1962) в секцию *Microstigmaticae* (Cl.) Hust. рода *Navicula* Bory.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И. (1972). Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. — Караева Н. И. (1975). Шов диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. Тез. докл., представленных XII МБК 3—10 июля, 1, Л. — Караева Н. И., А. Я. Шевченко. (1974). К методике исследования диатомовых в сканирующем электронном микроскопе. Бот. ж., 59, 7. — Geissler U., J. Gerloff. (1964). Eine neue *Navicula* — Art (*Navicula tubulifera* nov. spec.) aus dem Watt von Wilhelmshaven. Nov. Hedw., 7. — Hasle G. R. (1974.). The «mucilage pore» of pennate diatoms. Beih. 45 z. Nov. Hedw. — Hustedt F. (1962). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Lief. 2. In Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. VII, Teil. 3. — Schoeman F. R., R. E. M. Archibald, D. T. Barlow. (1976). Structural observation and notes on the freshwater diatom *Navicula pelliculosa* (Brebisson ex Kützing) Hilse. Br. phycol. J., 11. — Schrader H.-J. (1974). Types of raphe structures in the diatoms. Beih. 45 z. Nov. Hedw. — Van Heurck H. (1880). Synopsis des Diatomées de Belgique. Atlas, 1—30.

Институт ботаники
им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 8 III 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.81 : 581.45 : 633.527.2 : 582.657.2

Л. К. Иванюкович, М. Л. Аристархова

КОРРЕЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА НЕКОТОРЫХ ВОЗДЕЛЫВАЕМЫХ ВИДОВ *SORGHUM* (*POACEAE*)

L. K. IVANYUKOVICH, M. L. ARISTARKHOVA. CORRELATIONAL STRUCTURE OF QUANTITATIVE ANATOMICAL CHARACTERS OF LEAF OF SOME CULTIVATED *SORGHUM* SPECIES (*POACEAE*)

Сравнивались корреляционные структуры четырех видов сорго (*S. sudanense* Stapf, *S. bicolor* L., *S. durra* (Forsk.) Stapf s. l., *S. nervosum* Bess. ex Schult.), построенные на основе 12 количественных анатомических признаков главной жилки листа и вегетационного периода у 90 образцов. Близость видов оценивалась по коэффициентам сходства, выраженным коэффициентами корреляций на основании нормированных средних величин исследованных признаков. Различия корреляционных структур видов определялись с помощью коэффициентов дивергенции корреляций. Обнаружены меньшие параметры всех количественных анатомических признаков листа у *S. sudanense*. Ряд признаков *S. bicolor* имеет достоверно большие величины. Выявлена связь, присущая только *S. bicolor*, между длиной вегетационного периода и числом моторных клеток в зоне жилки.

Значение статистических методов в определении филогенетической близости или отдаленности таксонов внутри рода *Sorghum* было подтверждено в ряде публикаций (Liang, Casady, 1966; De Wet, Huckabay, 1967; Chandrasekhariah et al., 1969; Аристархова, Иванюкович, 1976; Ivanyukovich, Hammer, 1976). В настоящей работе для выявления степени родства видов рода *Sorghum* были использованы количественные анатомические признаки листа. Близость таксонов определялась с помощью коэффициентов сходства, а отличия их корреляционных структур — с помощью коэффициентов дивергенции корреляций.

Согласно классификации Снаудена (Snowden, 1936, 1955), род *Sorghum* включает две секции: *Eu-Sorghum* Stapf emend. Snowden и *Para-Sorghum* Snowden.

Секция *Eu-Sorghum* делится на две подсекции: 1) subsec. *Arundinacea* Snowd. l. c. представлена однолетними или многолетними некорневищными видами (2n=20; редко 2n=40); 2) subsec. *Halepensia* Snowd. l. c. представлена многолетними корневищными видами (2n=40). Подсекция *Arundinacea* охватывает две серии видов: *Spontanea* (дикие) и *Sativa* (культурные).

Из серии *Spontanea* был изучен вид *S. sudanense*, единственный введенный в культуру в начале века. Для него характерны рыхлые метелки с осями, более или менее свободно выставляемыми при созревании; листовые пластинки узкие, 1—3 мм ширины; обоеполые колоски неопадающие, от эллиптических до эллиптически-ланцетных или продолговато-ланцетных, полузаостренные. Зерновки от эллиптических до обратнояйцевидно-эллиптических.

Из серии *Sativa*, включающей, по Снаудену, 6 подсерий, были изучены образцы трех подсерий: subser. *Bicoloria* (*S. bicolor*), subser. *Nervosa* (*S. nervosum*), subser. *Durra* (*S. durra* s. l.).

Как известно, систематика видов сорго строится на признаках морфологии колосковых чешуй и зерновок, соотношении их размеров, плотности охвата зерновки колосковыми чешуями и др. Согласно классификации Снаудена, в основу которой брались эти признаки, из серии *Sativa* наибольшее сходство с дикорастущими видами имеет subser. *Drummondii*. Исследованная нами subser. *Bicoloria* более или менее сходна с subser. *Drummondii*: обоеполые колоски обычно обратнояйцевидные, обратнояйцевидно-эллиптические или обратнояйцевидно-продолговатые; редко эллиптические или эллиптически-продолговатые при цветении, но при созревании обратнояйцевидно-продолговатые; чешуи кожистые, с неясной нервацией, за исключением верхушки, или редко скорлуповидные и отчасти бороздчато-нервные (*S. saccharatum*); зрелые зерновки туго охвачены чешуями, более или менее выставлены или реже закрыты последними. Тычиночные колоски неопадающие (кроме *S. notabile*); ножки колосков обычно 0.5—2 мм дл. В эту подсерию входит типовой вид *S. bicolor*. Виды этой подсерии распространены в Передней, Восточной и Южной Азии (Индия), США, Европе, Африке.

Subser. *Nervosa* более или менее сходна с subser. *Drummondii* по морфологии метелки и обоеполых колосков; чешуи (чаще нижняя) тонкокожистые до бумажистых, бороздчато-нервные на середине или ниже середины, редко с незаметными нервами, за исключением верхней трети (*S. ankolib*); зерновки равны или короче чешуй, редко длиннее (*S. nervosum*), плотно охвачены последними; тычиночные колоски неопадающие. Виды этой подсерии приурочены главным образом к странам Восточной Азии.

Subser. *Durra* характеризуется обоеполыми колосками широкояйцевидными, обратнояйцевидными, обратнояйцевидно-эллиптическими, обратнояйцевидно-продолговатыми, ромбовидными, почти гексагональными; поперечно-морщинистыми и сжатыми около середины (и тогда чешуями тонкими и бумажистыми или толстыми и губчатыми) или с нижней чешуей, имеющей большую отчетливо неровную верхушку при цветках; зерновки равны чешуям или превосходят их, за исключением *S. rigidum*, и легко отделяются от последних при созревании; тычиночные колоски неопадающие, на коротких ножках, 0.5—2 мм дл. (кроме *S. rigidum*); метелка густая и компактная, но иногда рыхлая; ветви и веточки опушенные до волосистых (кроме *S. rigidum*). Виды этой подсерии приурочены к странам Африки, Передней и Средней Азии, Индии.

В предыдущих наших работах по анатомии листа (Иванюкович, Якушевский, 1973; Иванюкович, 1977) были отмечены характерные анатомические особенности листа сорго, различия между видами *S. nervosum*, *S. durra*, *S. sudanense* и другими по некоторым элементам эпидермы и т. д. В настоящей работе используются количественные признаки поперечного среза листа, обработанные статистически, с целью выявления различий между видами рода *Sorghum*.

Материал и методика

Изучено 90 образцов из subsec. *Arundinacea*. Из серии *Spontanea* исследовалось 20 образцов, относящихся к виду *S. sudanense*. Этот вид был представлен образцами из СССР, США и из стран тропического климата (Ливии, Египта, Индии, Аргентины): кк.[1] 16/0, 30/70, 44, 154, St 1967, 201/III, 226, 256, И-267892, 343175, 344902, 344908, 355373, 355783, 355887, 355888, 361740, Крупносемянная 3, Лунинская, Джурунская.

Из серии *Sativa* изучались образцы трех подсерий (*Nervosa*, *Durra*, *Bicoloria*).

Из subser. *Nervosa* исследован вид *S. nervosum* по 25 образцам из Китая, Японии, Монголии, Дальнего Востока СССР, США: кк. 137/1, 138/1а,

[1] По каталогу Всесоюзного института растениеводства.

146, 153, 383, 513, 514, 520, 527, 611, 1175/II, 1552, 1828, 2345/II, 2372, 2375, 2380, 2383, 2399, 3521, 3523, 3974; один образец был из Бразилии (к. — 3024) и один из ЮАР (к. — 1740/II).

Из subser. *Durra* изучен вид *S. durra* s. l. по 35 образцам в основном из стран Африки: Эфиопии, Судана, Мали, Сенегала (некоторые образцы оригинальные): кк. 557, 858, 869/A, 1561/A, 1563/B, 2404, 2632, 2801, 2941, 2949, 3141, 3211, 3383/II, 3409, 3770, И-287011, 307078, 307122, 307185, 307624, 307658, 332015, 336369/1810, 336676, 340255, 360649, из Индии: кк. — 1510, 2705, 2722, из Сирии и Йемена: к. — 1208, 2402, И-351555: из США: кк. — 3989, 307658, 355544.

Из subser. *Bicoloria* изучен вид *S. bicolor* по 10 образцам из Индии, Уганды, Китая, Бразилии, Австралии: кк. — 337, 576/I, 813/II, 918/III, 1226, 1437, 1782, 1805, 1879, 3064.[2]

Методика фиксации изложена в нашей предыдущей работе по анатомии листа (Иванюкович, Якушевский, 1973). Растения выращивались на Кубанской опытной станции Всесоюзного института растениеводства.

В 1975 г. было зафиксировано 25 образцов *S. durra*; в 1976 г. — 65 образцов (20 *S. sudanense* и 45 *S. nervosum*, *S. durra*, *S. bicolor*). Каждый образец был представлен тремя растениями. На срезах, сделанных в зоне главной жилки листа, представляющей ковшеобразный комплекс пучков, измеряли ее высоту, число крупных и мелких пучков, радиальное сечение центрального пучка, длину [3] и ширину его флоэмы, радиальный и тангентальный диаметр метаксилемных сосудов, число сосудов протоксилемы в центральном пучке, число моторных клеток, их минимальную и максимальную высоту. Существенным признаком, влияющим на величину учитываемых анатомических параметров листа, является длина вегетационного периода.

Математическая обработка включала расчеты средних величин $\bar{x}$ признаков, показателей изменчивости s и v, коэффициентов корреляции r, показателей сходства, которыми являлись как коэффициенты корреляции, так и коэффициенты дивергенции корреляций (КДК), рассчитанные по методике В. М. Шмидта (Шмидт, 1964). Этот метод был изложен в нашей ранней работе (Аристархова, Иванюкович, 1976). Поскольку изучение *S. durra* проводилось в 1975 г. (25 образцов) и в 1976 г. (10 образцов), мы объединили, где возможно, коэффициенты корреляции, воспользовавшись преобразованием Фишера (Митропольский, 1971). Остальные коэффициенты взяты за 1976 г. Суть метода Фишера состоит в преобразовании r в величину z, имеющую почти нормальное распределение с дисперсией $\sigma_z^2 = 1/(n-3)$. Связь между z и r выражается следующей формулой

$$z = \frac{1}{2}\left[\log_e(1+r) - \log_e(1-r)\right].$$

Критерий z приводит к нормальному распределению, так как если r меняется от 0 до 1, то z — от 0 до ∞. В качестве примера объединения коэффициентов корреляции мы используем таковые между высотой главной жилки и сечением ее центрального пучка у *S. durra* по данным, полученным в 1975 и 1976 гг. (табл. 1).

$$\chi^2 = 20.8815 - \frac{(24.9993)^2}{30} = 20.8815 - 20.8322 = 0.0493.$$

При $\nu = 1$ величина χ^2 не является значимой, поэтому коэффициенты корреляции можно считать однородными. Для получения одного общего коэффициента необходимо рассчитать

---

[2] Образцы кк: 918/III, 1226, 1782, 1879, 3064, имеющие менее кожистую колосковую чешую, мы относим к *S. saccharatum* — виду, близкородственному *S. bicolor*. Объединение их в данном случае обусловлено отсутствием анатомических различий листа у образцов этих видов.

[3] Под длиной флоэмы и ксилемы подразумевается их радиальное сечение.

$$z = \frac{\Sigma (n-3) z}{\Sigma (n-3)} = \frac{3924.99}{30} = 0.833.$$

На основании этого значения z по соответствующим таблицам перехода находим оценку коэффициента корреляции в общей совокупности: $r=0.68$. Следовательно, обобщенный коэффициент корреляции между высотой главной жилки и сечением ее центрального пучка равен 0.68. Таким же образом был обобщен еще ряд коэффициентов корреляции по другим признакам, перечисленным в табл. 2.

ТАБЛИЦА 1

Оценка однородности коэффициентов корреляции между высотой главной жилки и сечением центрального пучка листа *S. durra* (1975, 1976 гг.)

Год испытаний	Число наблюдений	r	z	z^2	Число степеней свободы $(n-3)$	$(n-3)z$	$(n-3)z^2$
1975	26	0.67	0.8107	0.6572	23	18.6461	15.1156
1976	10	0.72	0.9076	0.8237	7	6.3532	5.7659
Σ	36				30	24.9993	20.8815

ТАБЛИЦА 2

Обобщенные коэффициенты корреляции некоторых анатомических признаков листа *S. durra*

Признаки	Число пучков		Сечение центрального пучка	Диаметр сосудов, метаксилемы		Длина флоэмы центрального пучка	Ширина флоэмы центрального пучка	Максимальная высота моторных клеток
	мелких	крупных		радиальный	тангентальный			
Высота главной жилки	0.72	0.62	0.68	0.55	0.52	0.35	0.45	—
Сечение центрального пучка	0.55	0.35	—	0.75	0.50	0.55	0.70	—
Радиальный диаметр сосудов метаксилемы центрального пучка	0.45	0.20	0.75	—	0.75	0.55	0.62	—
Тангентальный диаметр сосудов метаксилемы центрального пучка	—	—	0.50	0.75	—	0.42	0.55	—
Длина флоэмы центрального пучка	—	—	0.55	0.55	0.42	—	0.84	—
Минимальная высота моторных клеток	—	—	—	—	—	—	—	0.60

Целью настоящей работы явилось определение фенетической близости четырех видов рода *Sorghum* по 12 анатомическим признакам листа и вегетационному периоду.

Результаты исследования

Исследование одних и тех же образцов *S. durra* в течение двух лет не выявило достоверной разницы между средними значениями признаков, что дало возможность усреднить их. Длина вегетационного периода — признак изменчивый, мы взяли его за 1976 г., так как все остальные виды

исследовались именно в этот период. Показатели изменчивости представлены в табл. 3.

Сравнение средних величин показывает, что у *S. sudanense* (ser. *Spontanea*) в отличие от трех других видов из ser. *Sativa* все признаки характеризуются меньшими размерами. Сравнивая три культурных вида ser. *Sativa* между собой, можно отметить, что *S. bicolor* отличается от *S. durra* и *S. nervosum* особенно сильно по признакам высоты главной жилки, ширине флоэмы центрального пучка и числу моторных клеток. Если высота главной жилки листа у *S. bicolor* 612 мкм, то у *S. nervosum* — 552 мкм, у *S. durra* — 568 мкм. Радиальное сечение центрального пучка у *S. bicolor* (246 мкм) такое же, как у образцов *S. durra* (246 мкм), и несколько меньше, чем у образцов *S. nervosum* (252 мкм). Однако ширина флоэмы пучка у *S. bicolor* (125 мкм) превосходит этот же показатель у *S. nervosum* (116 мкм) и у *S. durra* (116 мкм). Наоборот, размер сосудов метаксилемы (радиальный диаметр у *S. bicolor* 65 мкм) меньше, чем у двух других видов (*S. durra* и *S. nervosum* она равна 72 мкм).

В зоне главной жилки у *S. bicolor* имеется 19 моторных клеток, у *S. nervosum* — 16, у *S. durra* — 14, 6. Остальные признаки главной жилки у этих трех видов довольно близки.

Сравнение лишь средних данных не дает информации о близости или удаленности таксонов. Чтобы оценить сходство рассматриваемых видов, мы рассчитали на основе средних показателей признаков коэффициенты корреляции между видами. Для этого был использован обычный коэффициент корреляции Пирсона с предварительным нормированием значений признаков, так как признаки выражались в разных единицах. Таким образом, вариационный ряд каждого вида представлял собой набор величин изучаемых признаков, выраженных благодаря нормированию в относительных единицах.

Оказалось, что ближе всего друг к другу по коэффициентам сходства (табл. 4) стоят *S. sudanense* и *S. durra*. У этих видов коэффициент сходства равен 0.81, в то время как между *S. sudanense* и *S. bicolor* он равен 0.45, а у *S. sudanense* и *S. nervosum* — 0.48.

Для более точной характеристики видов интересно установить корреляционные зависимости и определить дивергенцию их корреляционных структур.

При изучении корреляционных структур отмечается тесная связь длины вегетационного периода с числом моторных клеток в главной жилке у вида *S. bicolor* ($r=0.81\pm0.11$). У остальных видов такой закономерности не наблюдается:

S. nervosum 0.30 ± 0.19
S. sudanense -0.08 ± 0.23
S. durra 0.26 ± 0.31

Это означает, что по мере возрастания позднеспелости образца *S. bicolor* увеличивается и число моторных клеток.

Другим отличием *S. bicolor* является более четкая по сравнению с другими видами связь между числом пучков в главной жилке и высотой ее моторных клеток. Чем больше крупных пучков, тем больше и минимальная и максимальная высота моторных клеток в зоне главной жилки. Наоборот, чем больше здесь мелких пучков, тем меньше высота моторных клеток. У *S. bicolor* отсутствует корреляция между высотой главной жилки, числом пучков в этой зоне и сечением ее центрального пучка, в то время как у других трех видов наблюдается довольно тесная корреляция (r):

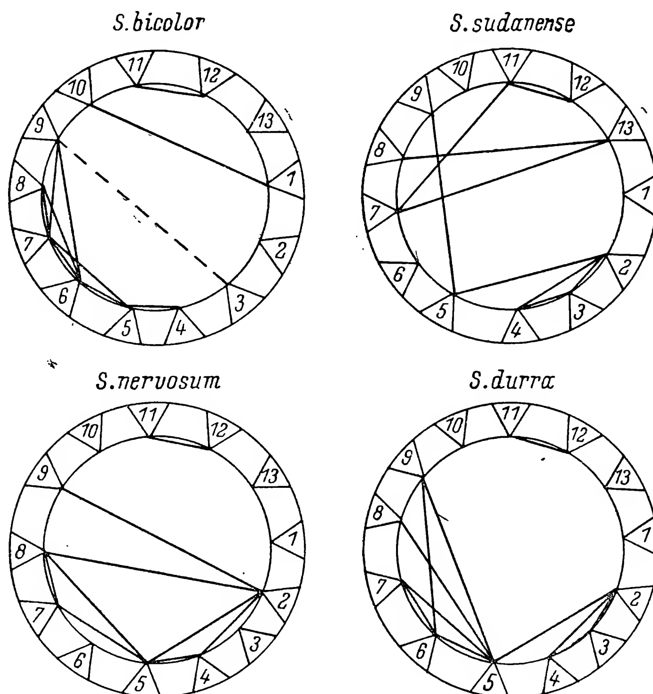
S. nervosum 0.70 ± 0.10
S. durra 0.72 ± 0.16
S. sudanense 0.73 ± 0.11

Можно сказать, что на уровне корреляций 0.70 у вида *S. bicolor* существует два «диких» признака, т. е. не связанных с другими (Терентьев,

Показатели изменчивости анатомических признаков

Вид	Статистические параметры	Вегетационный период (дней)	Высота главной жилки, мкм	Число пучков		Сечение центрального пучка, мкм
				крупных	мелких	
S. sudanense (n = 20)	$\bar{x} + s_{\bar{x}}$	63.5 ± 1.5	392 ± 12.0	4.6 ± 0.2	17.3 ± 0.6	180 ± 4.4
	S	6.5	53.6	1.0	2.6	19.2
	V	10.2	13.7	21.7	15.0	10.7
S. nervosum (n = 25)	$\bar{x} + s_{\bar{x}}$	90.0 ± 2.4	552 ± 16.0	5.2 ± 0.2	23 ± 0.7	252 ± 4.8
	S	12.0	80.0	0.90	3.4	24.8
	V	13.3	14.5	17.3	15.0	10.0
S. bicolor (n = 10)	$\bar{x} + s_{\bar{x}}$	79.8 ± 2.1	612 ± 10.8	5.4 ± 0.2	21.0 ± 1.0	246 ± 4.0
	S	6.7	34.2	0.64	3.0	12.8
	V	8.2	5.5	11.9	14.5	5.2
S. durra (n = 18)	$\bar{x} + s_{\bar{x}}$	84 ± 2.1	568 ± 20.8	5.1 ± 0.3	22.0 ± 0.07	246 ± 8.0
	S	6.7	72.0	1.1	2.2	34.0
	V	8.0	13.0	21.5	10.0	13.8

1960). Этими признаками являются высота главной жилки и число протоксилемных сосудов. Отмечено наличие у *S. bicolor* трех плеяд признаков. В первую входят два признака — длина вегетационного периода и число моторных клеток, что является характерным только для этого вида. Другая плеяда включает минимальную и максимальную высоту моторных кле-



Корреляционные плеяды анатомических признаков листа сорго ($r \geqslant 0.7$).

1 — вегетационный период, *2* — высота главной жилки, *3* — число крупных пучков в главной жилке, *4* — число мелких пучков в главной жилке, *5* — сечение центрального пучка, *6*, *7* — радиальный и тангентальный диаметры метаксилемных сосудов, *8* — длина флоэмы центрального пучка, *9* — ширина флоэмы центрального пучка, *10* — число моторных клеток в главной жилке, *11* — минимальная высота моторных клеток, *12* — максимальная высота моторных клеток, *13* — число протоксилемных сосудов в центральном пучке.

ток. В третью плеяду входят число крупных пучков в главной жилке, сечение центрального пучка, диаметры метаксилемных сосудов, длина и ширина флоэмы пучка.

Для всех исследованных видов характерна связь между минимальной

ЦА 3

главной жилки листа у четырех культурных видов сорго

Диаметр метаксилемных сосудов, мкм		Флоэма		Число протоксилемных сосудов	Число моторных клеток	Высота моторных клеток, мкм	
радиальный	тангентальный	длина, мкм	ширина, мкм			минимальная	максимальная
53.6 ± 2.0	46.8 ± 0.8	63.6 ± 2.0	96 ± 2.8	1.7 ± 0.1	13.0 ± 0.71	36.8 ± 1.2	55.6 ± 1.6
8.4	4.0	7.2	13.2	0.4	3.2	4.8	7.6
15.7	8.5	11.3	13.8	23.5	24.5	13.0	13.7
72.0 ± 3.6	58.0 ± 1.6	88 ± 2.8	116 ± 1.8	2.0 ± 0.08	16 ± 0.8	44.4 ± 1.2	66.4 ± 2.0
17.6	7.6	13.6	8.8	0.4	4.1	6.0	9.2
24.4	13.1	15.4	7.6	20.0	25.6	13.5	13.9
65.2 ± 1.6	60.4 ± 2.0	88.4 ± 3.6	124.7 ± 4.3	1.9 ± 0.08	19.0 ± 1.8	41.1 ± 1.4	59.5 ± 2.6
5.2	6.1	11.2	13.6	0.25	5.6	4.4	8.2
7.9	10.1	12.0	10.9	13.1	29.5	10.6	13.8
72.0 ± 2.4	64.4 ± 1.6	80.8 ± 2.4	116 ± 4.8	1.7 ± 0.15	14.6 ± 1.0	40.8 ± 1.6	60.4 ± 1.6
8.0	5.2	8.4	20.0	0.6	4.3	5.2	6.0
11.1	8.1	10.4	17.2	35.2	29.4	12.7	10.0

ТАБЛИЦА 4

Коэффициенты сходства четырех видов рода *Sorghum*

	S. durra	*S. bicolor*	*S. nervosum*	*S. sudanense*
S. durra	—	0.21	0.13	0.81
S. bicolor		—	—	0.45
S. nervosum			—	0.48
S. sudanense				—

и максимальной высотой моторных клеток. У *S. sudanense* высота моторных клеток тесно связана с тангентальным диаметром метаксилемных сосудов и они образуют свою плеяду признаков. Другая плеяда этого вида включает признак высоты главной жилки, число крупных и мелких пучков, сечение центрального пучка и ширину флоэмы (см. рисунок). Коэффициенты дивергенции корреляций (КДК) показаны в табл. 5.

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты дивергенции корреляционных структур у четырех культурных видов сорго

	S. durra	*S. bicolor*	*S. nervosum*	*S. sudanense*	ΣКДК
S. durra	1	0.050	0.046	0.053	0.149
S. bicolor		1	0.029	0.039	0.118
S. nervosum			1	0.025	0.10
S. sudanense				1	0.117

Из табл. 5 видно, что значения КДК, рассчитанные по анатомическим признакам главной жилки листа у четырех видов сорго, очень малы и не достигают 0.1. Наибольшее расхождение по корреляционным структурам наблюдается у *S. durra* ($\Sigma_{КДК}=0.149$), что, видимо, связано с более длительным возделыванием этого вида в очень широком диапазоне эколого-географических условий.

Интересно отметить, что в нашей предыдущей работе (Аристархова, Иванюкович, 1976), где исследованы количественные морфологические признаки растения, коэффициент дивергенции корреляций для *S. nervosum* и *S. durra* был равен 0.04; в обсуждаемой работе при изучении ана-

томических признаков листа у этих же видов получен такой же коэффициент дивергенции корреляций.

Выводы

1. Среди исследованных видов сорго *S. sudanense* отличается наименьшими параметрами всех анатомических признаков листа, о чем свидетельствует анализ средних величин.

2. Выявлено отличие *S. bicolor* по ряду изученных анатомических признаков листа (высота главной жилки, ширина флоэмы центрального пучка, число моторных клеток) от видов ser. *Sativa* (*S. nervosum*, *S. durra*), и от вида *S. sudanense* из ser. *Spontanea*.

3. При рассмотрении корреляционных структур этих видов установлено наличие трех плеяд признаков у *S. bicolor*: в первую входят длина вегетационного периода и число моторных клеток в главной жилке, что характерно только для этого вида; во вторую — минимальная и максимальная высота моторных клеток; третья объединяет признаки центрального пучка.

4. Для *S. nervosum* и *S. durra* выявлена плеяда признаков, включающая только минимальную и максимальную высоту моторных клеток.

5. У *S. sudanense* подобная плеяда включает еще и тангентальный диаметр метаксилемных сосудов. Кроме того, для этого вида отмечена плеяда признаков, объединяющая высоту главной жилки, сечение центрального пучка, число крупных и мелких пучков.

6. Анализ коэффициентов дивергенции корреляций показал, что у *S. nervosum* и *S. durra* этот коэффициент стабилен при изучении как морфологических, так и анатомических признаков и равен 0.04.

ЛИТЕРАТУРА

Аристархова М. Л., Л. К. Иванюкович. (1976). Корреляционная структура некоторых количественных признаков культурных видов *Sorghum*. Бот. ж., 61, 2. — Иванюкович Л. К. (1977). Анатомическое строение листа некоторых видов сорго (*Sorghum* Moench subgen. *Sorghum*). Бот. ж., 62, 4. — Иванюкович Л. К., Е. С. Якушевский. (1973). Анатомическое строение листа некоторых культурных видов сорго *Sorghum* Moench. Бот ж., 58, 7. — Митропольский А. К. (1971). Техника статистических вычислений. — Терентьев П. В. (1960). Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд. В кн.: Применение математических методов в биологии. Л. — Шмидт В. М. (1964). Опыт анализа дивергенции корреляционных структур систематических категорий. В кн.: Применение математических методов в биологии. III. Л. — Chandrasekhariah S. R., B. R. Murty, V. Arunachalam. (1969). Multivariate analysis of genetic divergence in *Eu-Sorghum*. Proc. Nat. Inst. Sci., India, part B, 35, 2. — De Wet J. M. J., J. P. Huckabay. (1967). The origin of *Sorghum bicolor*. 2. Distribution and domestication. Evolution, 21, 4. — Ivanyukovich L. K., K. Hammer. (1976). Bemerkungen Zu linigen Kultivierten *Sorghum* — Sippen auf der Grundlage ihrer Korrelationsstruktur. Kulturpflanze, 24. — Liang H. L., A. J. Casady. (1966). Quantitative presentation of the systematic relationships among twenty one *Sorghum* species. Crop. Sci., 6, 1. — Snowden J. D. (1936). The cultivated races of *Sorghum* L. — Snowden J. D. (1955). The wild fodder sorghums of the section *Eu-Sorghum*. J. Linn. Soc., 55.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 21 VI 1977.

УДК 581.526.325 : 389.22 : 627.81

О. М. Кожова, Т. Н. Рудакова, Г. Я. Максимова

ЛЕТНИЙ ФИТОПЛАНКТОН БАЛАГАНСКОГО РАСШИРЕНИЯ БРАТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

O. M. KOZHOVA, T. N. RUDAKOVA, G. JA. MAXIMOVA. SUMMER PHYTOPLANKTON OF BALAGANSK BROADENING OF THE BRATSK RESERVOIR

Рассмотрены особенности летнего фитопланктона одного из районов крупнейшего в мире Братского водохранилища в условиях стабилизации его режима (после достижения нормального подпорного горизонта). Раннелетний планктон криптомонадо-диатомовый по составу характеризуется меньшей биомассой, чем летне-осенний, в котором преобладают синезеленые водоросли; он образует максимальную в году биомассу. Судя по составу и обилию водорослей, в Братском водохранилище сформировался озерный тип планктона.

Рациональное использование крупнейшего в мире Братского водохранилища требует изучения его биологического режима. С этой целью Научно-исследовательским институтом биологии при Иркутском государственном университете проводятся биологические режимные наблюдения в районе Балаганского расширения водохранилища. Братское водохранилище, созданное подпором реки Ангары и ее крупных притоков — Оки и Ии, при нормальном подпорном горизонте (НПГ) имеет площадь 5500 км^2, объем водных масс 179 км^3, максимальную глубину у плотины более 100 м. Территория, затопленная водами, расположена, главным образом в зоне тайги (80% площади) и островной лесостепи, к которой относится рассматриваемое Балаганское расширение. Водохранилище малопроточно (полный водообмен происходит раз в 2 года), слабо минерализовано (Кожова, 1966, 1970). Балаганское расширение характеризуется относительно небольшими для водохранилища глубинами (до 40 м при НПГ), близостью к выклиниванию подпора р. Ангары; здесь заметно действие таких крупных левобережных притоков Ангары, как Белая, Китой и Иркут. Разрез, где изучался фитопланктон, расположен в 250 км по судовому ходу от Иркутска. Он пересекает затопленные берега Ангары, две протоки ее бывшего русла и залитый водами о. Наратай. Ширина водохранилища здесь 3 км. По левому берегу расположен лес, по правому — пашня. Пробы на разрезе отбирали опрокидывающимся батометром на семи станциях с горизонтов, определяемых в зависимости от вертикального распределения температуры и величины прозрачности воды (по диску Секки). Фиксировали пробы иодным фиксатором Утермеля, концентрировали сифонированием до объема 15—25 мл; слитую воду дополнительно отфильтровывали через мембранный фильтр № 6. В объеме 0.1 мл при увеличении микроскопа 8×10 подсчитывали крупные водоросли, при увеличении 8×40 — мелкие (Кожова, 1970). Для определения биомассы вычисляли объем клеток способом приравнивания их к простым геометрическим телам. Удельный вес принимался за единицу. Видовой состав фитопланктона выявлен по определителям (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Коршиков, 1953; Курсанов и др., 1953; Киселев, 1954; Матвиенко, 1954). При рассмотрении фитопланктона, как предложено ранее (Кожова, 1964), были выделены массовые виды, численность которых превышала 50 тыс. кл./л.

В данной статье мы описываем особенности состава и распределения летнего фитопланктона по результатам за август 1973 и июль 1974 гг. Середина июля — период хорошо выраженной температурной стратификации, когда температура у поверхности достигает 23°. Придонные слои у левого берега имели температуру не ниже 6.5°, у правого берега — до 12°, где более сильно, чем у левого, проявляется ветровое перемешивание. Максимальная прозрачность по диску Секки 4.2 м.

ТАБЛИЦА 1

Состав водорослей планктона Балаганского расширения

Водоросли	Август 1973 г.	Июль 1974 г.
CYANOPHYTA		
Merismopedia tenuissima Lemm.	++	+
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk.	++	+
Anabaena spiroides Kleb.	++	+
A. circinalis (Kütz.) Hansg.	+++	+
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb. f. *flos-aquae*	+++	+
A. flos-aquae jacutica (Kissel.) Elenk.	++	+
A. lemmermannii P. Richt.	++	+
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	+++	+
CHRYSOPHYTA		
Dinobryon cylindricum Imh.	+	+
D. divergens Imh.	+	+
BACILLARIOPHYTA		
Melosira islandica ssp. *helvetica* O. Müll.	+	++
Споры *M. islandica*		+
M. baicalensis (K. Meyer) Wisl.	+	++
M. granulata (Ehr.) Ralfs var. *granulata*	+	++
M. granulata var. *angustissima* (O. Müll.) Hust.	+	++
Cyclotella baicalensis Skv.	+	+
C. minuta Ant. (=*C. baicalensis* f. *minuta* Skv.)	+	+
Stephanodiscus astraea var. *minutulus* (Kütz.) Grün.	+	+
S. hantzschii var. *pusillus* Grün.	+	+++
S. tenuis Hust. var. *tenuis*	+	+
S. invisitatus Hohn et Hellerman	+	+
Stephanodiscus sp.	+	++
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag.	+	++
Fragilaria crotonensis Kitt.	+++	+++
F. capucina Desm.	+	+
Synedra ulna var. *danica* Kütz.	+	++
S. acus Kütz.	+	++
Asterionella formosa Hass.	++	+++
Nitzschia acicularis W. Sm.	++	++
PYRROPHYTA		
Chroomonas acuta Uterm.	+++	+++
Cryptomonas reflexa (Marsson) Skuja	+++	+++
C. rostrata Troitzkaja emend. I. Kiss.	+	++
C. erosa Ehr.	+	+
C. ovata Ehr.	+	+++
Gymnodinium coeruleum Ant. (=*G. fuscum* (Ehr.)Stein)	+	++
Gymnodinium sp.	+	+
Peridinium sp.	+	+
Ceratium hirundinella (O. F. M.) Bergh	+++	++
Цисты *C. hirundinella*	++	+
CHLOROPHYTA		
Chlamydomonas sp. sp.	+	+
Schroederia setigera (Schroed.) Lemm.	+	+
Palmellocystis planctonica Korsch.	+	+
Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.	+	+
P. duplex Meyen	+	+
Oocystis borgei Snow	++	+
O. solitaria Wittr.	+	+
O. crassa Wittr.	+	+
O. lacustris Chod.	++	+
Ankistrodesmus pseudomirabilis Korsch.	+	+
Sphaerocystis schroeteri Chod.	+	+
Coelastrum microporum Naeg.	+	+
Elakatothrix lacustris Korsch.	+	+
Closterium sp.	+	+
Cosmarium sp.	+	+
Staurastrum paradoxum Meyen	+	+

Примечание. +++ наиболее значимые в биомассе, ++ менее значимые, + мало значимые.

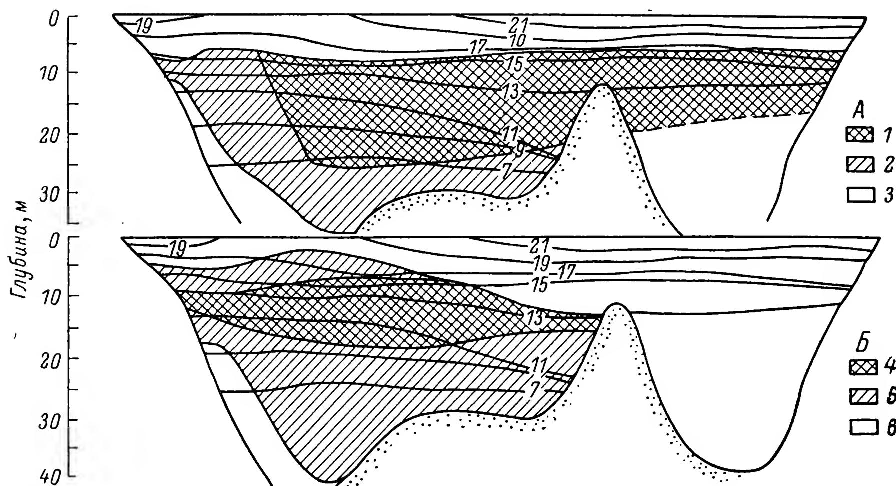


Рис. 1. Распределение *Stephanodiscus* sp. (*A*) и *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (*Б*) на Балаганском разрезе 10—13 VII 1974.

Количество, тыс. кл./л. *А* : *1* — 50—130, *2* — 15—50, *3* — менее 15; *Б* : *4* — 200—400, *5* — 50—200, *6* — менее 50.

Цифры на поперечном разрезе здесь и на других рисунках — температура воды, °С.

Фитопланктон в июле был представлен 52 видами (синезеленые — 7, золотистые — 2, диатомовые — 17, пиррофитовые — 9, зеленые — 17) (табл. 1). Массовыми были виды *Stephanodiscus*, а также *Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas ovata*, *C. reflexa*.

Виды рода *Stephanodiscus* в Братском водохранилище — обычные компоненты планктона. В июле 1974 г. отмечены как мелкие *Stephanodiscus* sp. и *S. hantzschii* var. *pusillus*, так и более крупные виды рода (диаметр 4.3—6.4 и 10—15 мкм соответственно). Основная масса крупных *Stephanodiscus* (табл. 1) сосредоточена в слое от 5 до 20 м (рис. 1, *А*), а мелких (рис. 1, *Б*) — в слое 5—15 м, максимальная численность последних (400 тыс. кл./л) отмечена на глубине 10 м. Очевидно, вегетация водорослей в июле идет на спад, поскольку наблюдается присутствие отмирающих клеток у дна, на глубине 35 м.

Asterionella formosa — также обычный планктон водохранилища. В июле 1974 г. численность этого вида достигла 1 млн. кл./л. Вероятно, июль наиболее благоприятный период для развития вида, так как в июне и в августе 1970, 1971 и 1973 гг. его численность не превышала 300 тыс. кл./л. Вегетирует вид в июле, в основном в поверхностных слоях, достигает максимальной численности в слое 0—10 м (рис. 2, *А*). *Fragilaria crotonensis* входила в число доминантных форм в 1963 г. В последующие годы она встречалась повсеместно, но не имела существенного значения в планктоне до 1970 г., когда ее численность резко возросла— максимум в 1696 тыс. кл./л был зарегистрирован в июле 1970 г. В июле 1974 г. максимум численности наблюдался на глубине 5 м (900 тыс. кл./л), а основная масса клеток была в слое 2—10 м (рис. 2, *Б*). *Cryptomonas ovata* и *C. reflexa* в июле встречены в большом количестве, начиная с глубины 2—3 м, у поверхности численность водорослей не превышала 10 тыс. кл./л, на глубине 6 м (станция V) достигает 140 тыс. кл./л. Основная масса клеток, как и у *F. crotonensis*, сосредоточена в слое от 2 до 10 м (рис. 2, *В*). *Chroomonas acuta* — массовый и наиболее часто встречающийся вид, но большого значения в общей массе фитопланктона не имеет из-за малых размеров клеток. Сосредоточен в слое воды от 0 до 15 м (рис. 2, *Г*), что свидетельствует об активной вегетации водорослей в этот период. Нужно сказать, что этот вид, отмеченный нами сначала в Братском водохранилище (1966), позднее был обнаружен в Иркутском водохранилище, в Байкале и в озере Хубсугул (МНР). Очевидно, он распространен и в олиго-

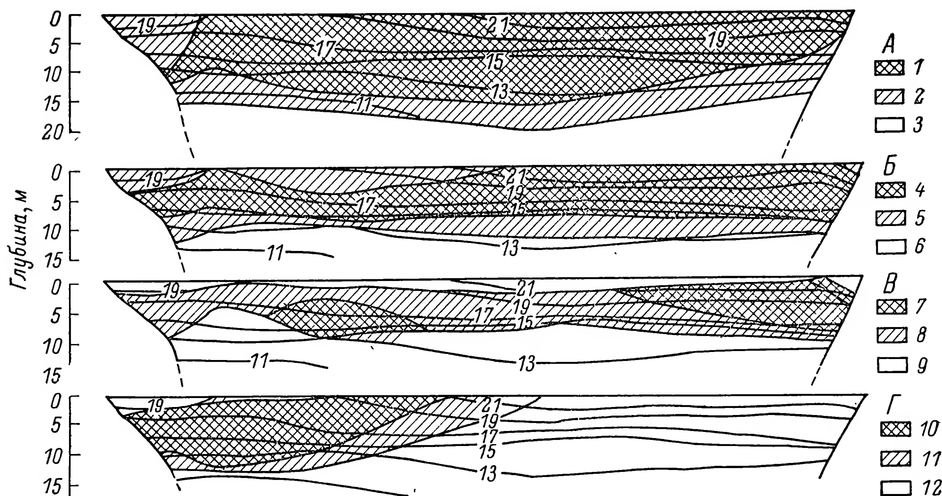


Рис. 2. Распределение *Asterionella formosa* (*А*), *Fragilaria crotonensis* (*Б*), *Cryptomonas ovata* и *C. reflexa* (*В*), *Chroomonas acuta* (*Г*) на Балаганском разрезе 10—13 VII 1974.

Количество, тыс. кл./л. *А* : *1* — 300—1000, *2* — 100—300, *3* — менее 100; *Б* : *4* — 50—100, *5* — 20—50, *6* — менее 20; *В* : *7* — 30—80, *8* — 80—150, *9* — менее 30; *Г* : *10* — 200—400, *11* — 50—200, *12* — менее 50.

трофных водоемах. Кроме указанных видов, в июле встречены диатомовые *Melosira islandica* ssp. *helvetica* со спорами, *Nitzschia acicularis*, два вида *Synedra*, а также *Diatoma elongatum*; остальные диатомовые из указанных в табл. 1 встречены единично. Из пиррофитовых, не вошедших в состав массовых видов, немалую роль играли немногочисленные, но везде встречающиеся крупные *Cryptomonas rostrata*, *Gymnodinium coeruleum* (=*G. fuscum*).[1] Из синезеленых в основном встречалась *Anabaena flos-aquae*, из золотистых *Dinobryon divergens*, *D. cylindricum*. Немалую роль играли в июле и зеленые водоросли, представленные вольвоксовыми (1 вид), протококковыми (12 видов) и десмидиевыми (3 вида). Однако протококковые водоросли в противоположность предыдущим годам, например 1969, в число массовых и доминантных видов не входили.

Все массовые формы водорослей в июле имели 100%-ю встречаемость. Среди них доминировали (судя по наибольшей частоте доминирования) *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas ovata*, *C. reflexa*, а основной фон фитопланктона составляли *A. formosa* и *F. crotonensis*. Их распределение по разрезу было относительно равномерным; по вертикали они занимали зону глубины 10—15 м.

Таким образом, июльский планктон Балаганского расширения можно считать криптомонадо-диатомовым. В этот период вегетация водорослей, тяготеющих к весеннему комплексу (*Melosira islandica* ssp. *helvetica*, *Stephanodiscus hantzschii* и др.), угасает, что видно из их вертикального распределения; *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* и криптомонады в это время занимают трофогенную зону.

О закономерности в распределении биомассы фитопланктона (табл. 2) в июле можно сказать следующее. Наибольшая биомасса (более 1.1 г/м^3) была зарегистрирована на станциях IV—VI в слое от 1.5 до 10 м, где температура была от 20 до 14° С. В самом подповерхностном слое биомасса водорослей на всех станциях, кроме II—III, была меньше, что, возможно, связано со световым угнетением фотосинтеза и опусканием ослабленных клеток вниз. На глубине от 10 до 40 м фитопланктон распределялся относительно равномерно, постепенно убывая с глубиной до минимальных значений биомассы (0.007 г/м^3 на глубине 30 м). Относительно небольшая

[1] Определенный как *G. fuscum* (Кожова, 1966, 1970) при изучении нефиксированного материала отнесен к *G. coeruleum* Ant.

ТАБЛИЦА 2

Вертикальное распределение биомассы фитопланктона Балаганского расширения в июле 1974 г.

I		II		III		IV		V		VI		VII	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0	0.185	0	1.196	0	1.036	0	0.782	0	0.718	0	0.635	0	0.463
1	0.647	2.1	0.425	1.6	0.662	1.25	1.082	1.75	0.488	3	1.044	2	0.322
—	—	4.2	0.585	3.2	0.549	2.5	0.557	6.0	0.939	6	1.169	—	—
—	—	8.4	0.657	6.4	0.817	5.0	1.334	7.0	1.636	11	0.409	—	—
—	—	12.0	0.409	8.0	0.620	7.5	1.548	22.0	0.329	—	—	—	—
—	—	—	—	14.0	0.344	8.0	1.534	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	15.0	0.241	10.0	0.527	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	19.0	0.112	15.0	0.298	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	22.0	0.079	20.0	0.134	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	27.0	0.196	21.0	0.161	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	30.0	0.007	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	40.0	0.232	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	41.0	0.068	—	—	—	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 3 : I—VII — станции; 1 — глубина, м; 2 — биомасса, г/м³.

величина максимальной июльской биомассы (1.6 г/м³) в 1974 г. по сравнению с аналогичными периодами других лет объясняется малой встречаемостью таких крупных видов, как *Gymnodinium coeruleum* (=*G. fuscum*) и *Ceratium hirundinella*.

Во второй половине августа в водохранилище отмечается охлаждение поверхностных вод. Так, если в конце июля температура воды у поверхности обычно была 23°, то в конце августа она не превышала 19.4°, но прогревание воды до 10—12° в августе наблюдалось в слое до 25 м и более. Максимальная прозрачность воды в августе 1973 г. была 5 м, т. е. выше, чем в июле (4.2 м).

Фитопланктон 17—19 VIII 1973 был представлен 51 видом, из них синезеленых — 7, золотистых — 2, диатомовых — 17, пиррофитовых — 9, зеленых — 16 (табл. 1). Как видно из таблицы 1, состав, распределение водорослей по отделам и общее число видов не отличались от июльских данных, но доминировали в планктоне в июле и августе разные виды. Биомасса фитопланктона в августе была существенно больше (до 10.2 г/м³), чем в июле, и преобладали в ней синезеленые водоросли *Anabaena flos-aquae*, *A. circinalis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, а также *Fragilaria crotonensis* и пиррофитовые — *Chroomonas acuta*, *Ceratium hirundinella*, которые отнесены к массовым. Несмотря на почти одинаковую встречаемость всех массовых форм, основной фон фитопланктона в августе 1973 г. составляют в отличие от июля не диатомовые, а синезеленые водоросли.

Anabaena flos-aquae и *A. circinalis* концентрировались у самой поверхности, где максимальная численность была 670 тыс. кл/л (рис. 3, *А*, *Б*). *Aphanizomenon flos-aquae*, являющийся в Братском водохранилище одним из самых массовых летне-осенних видов, в конце августа обычно достигает максимума численности. В августе 1973 г. максимальная численность была 6.5 млн. кл./л (рис. 3, *В*). Распределение вида по разрезу несколько неравномерно, что, возможно, обусловлено ветровым сгоном поверхностных вод. Зона массового обитания вида более широка, чем у *Anabaena*, а именно — от 0 до 15 м, где температура воды не ниже 16°.

Fragilaria crotonensis в конце августа в большом количестве встречалась по всей толще воды, что свидетельствует об опускании части особей вглубь по сравнению с июльским периодом, когда она населяла слой до 10—12 м. Максимум численности в августе 1973 г. (350 тыс. кл./л) отмечен на глубине 10 м (рис. 3, *Г*). Численность *Chroomonas acuta* при концентрации, как и в июле, в верхних слоях воды (рис. 4, *А*) достигала 876 тыс. кл./л. Очевидно, для этого вида не характерны существенные сезонные изменения численности. *Ceratium hirundinella* на протяжении всех лет исследо-

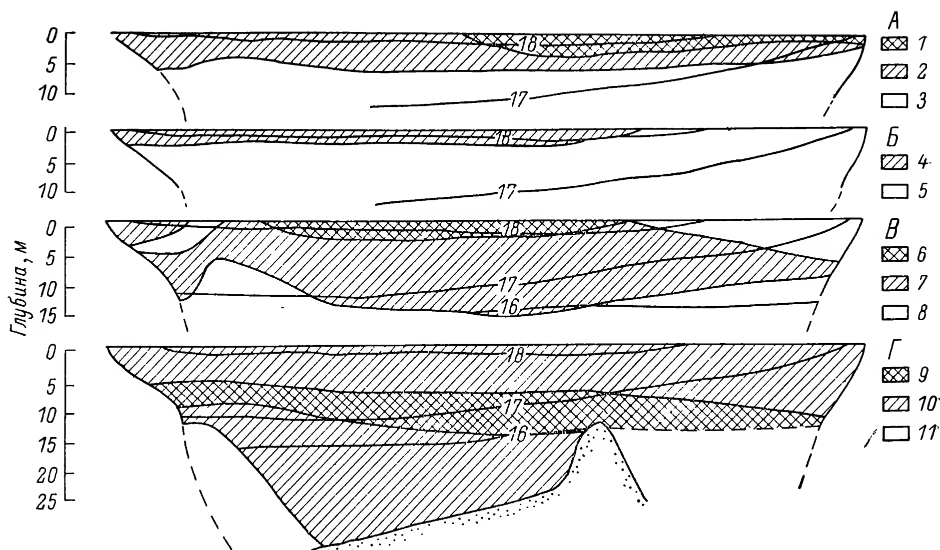


Рис. 3. Распределение *Anabaena flos-aquae* (*А*), *A. circinalis* (*Б*), *Aphanizomenon flos-aquae* (*В*), *Fragilaria crotonensis* (*Г*) на Балаганском разрезе 17—19 VIII 1973.

Количество, тыс. кл./л. *А*: *1* — 400—600, *2* — 100—400, *3* — менее 100; *Б*: *4* — 50—100, *5* — менее 50; *В*: *6* — 3.1—6.5, *7* — 1.5—3.1, *8* — менее 1.5; *Г*: *9* — 200—350, *10* — 50—200, *11* — менее 50.

вания входит в число доминантных форм. Вследствие очень больших размеров (в августе 1973 г. объем клетки — 47 тыс. мкм³) этот вид составляет большой процент общей биомассы. Максимальная численность в конце августа 1973 г. была 416 тыс. кл./л (рис. 4, *Б*). Как и в предыдущие годы, вегетирует совместно с синезелеными водорослями, что считается необычным для вида.

Основная масса водорослей в августе 1973 г. на всех семи станциях разреза сосредоточена в верхних более прогретых и освещенных слоях воды, до глубины 15 м, а максимальных значений (от 9 до 10.2 г/м³) биомасса достигает в слое 0—4 м за счет *C. hirundinella*, имеющего большие размеры, несмотря на то что он занимает далеко не первое место по численности (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Вертикальное распределение биомассы фитопланктона Балаганского расширения в августе 1973 г.

I		II		III		IV		V		VI		VII	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
0	1.0326	0	9.0565	0	9.806	0	1.002	0	9.867	0	1.621	0	2.531
2	1.6931	4	10.198	3	10.223	3	5.284	4	6.752	5	0.964	2	0.946
—	—	10	2.159	10	1.268	10	0.780	10	0.516	10	0.945	—	—
—	—	14	2.829	20	0.725	25	0.272	21	0.475	13	1.621	—	—
—	—	15	0.770	24	0.727	35	0.276	25	0.314	14	0.591	—	—
—	—	—	—	25	0.788	39	0.291	26	0.294	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	41	0.873	—	—	—	—	—	—

Таким образом, состав летнего фитопланктона Балаганского расширения Братского водохранилища в 1973—1974 гг. не отличался сколько-нибудь заметно от предшествующих лет, если не принимать во внимание присутствие некоторых малочисленных видов, не обнаруженных ранее. Комплекс массовых и доминантных форм также остался почти прежним, за исключением присутствия в довольно большом количестве *Diatoma elongatum*, уменьшения роли зеленых водорослей и *Melosira granulata*,

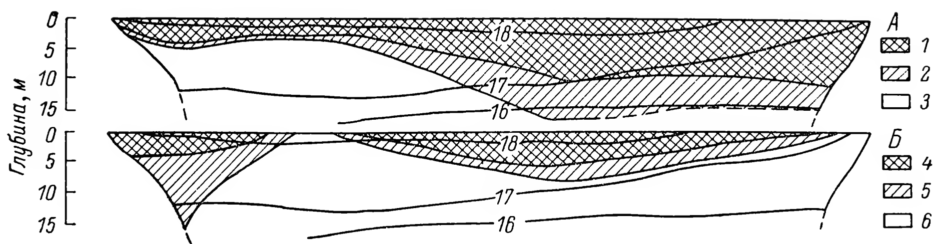


Рис. 4. Распределение *Chroomonas acuta (А)* и *Ceratium hirundinella (Б)* на Балаганском разрезе в конце августа 1973 г.

Количество, тыс. кл./л. *А*: *1* — 100—876, *2* — 50—100, *3* — менее 50; *Б*: *4* — 100—416, *5* — 50—100, *6* — менее 50.

а также увеличения значения *Fragilaria crotonensis*. Благодаря этим особенностям расширение по составу летних доминант было менее отлично от других районов водохранилища, чем в первые 3—4 года после начала его заполнения. Смена состава доминантных видов в июле и августе происходила так же, как в предыдущие годы. Биомасса фитопланктона была относительно небольшой в июле (максимум 1.6 г/м^3), в августе составляла существенные величины (максимум 10.2 г/м^3).

В предыдущие годы в летний период максимальная биомасса была следующей: в августе 1963 г. в условиях проходившей здесь зоны выклинивания подпора она составляла 0.3 г/м^3, в августе 1965 г. — равна 5.5 г/м^3. В 1967 г. максимальная летняя биомасса была 11 г/м^3 (Кожова, 1966, 1970). В 1969 г., судя по августовским сборам, максимум биомассы был равен только 1.6 г/м^3, а в 1970 г. максимальная биомасса отмечена в августе и равна 18 г/м^3. Колебания максимальной летней биомассы связаны с разной долей в ее формировании в основном двух видов — *Ceratium hirundinella* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Если предположить, что в 1969 г. мы не смогли выяснить истинный максимум биомассы, так как было проведено только одноразовое обследование водоема, то можно полагать, что после 1967 г., т. е. после достижения НПГ, максимальные летние биомассы установились на уровне 10—20 г/м^3. При этом раннелетний планктон характеризовался меньшими биомассами, чем летне-осенний. Можно считать, что как по обилию, так и по составу летний фитопланктон верхнего участка Братского водохранилища в 1967—1974 гг. стабилизировался как озерный тип планктона, а его изменения происходили в пределах межгодовых флюктуаций, свойственных и другим водоемам.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Е. К. Косинская, В. И. Полянский, (1953). Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. — Забелина М. М., И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. (1951). Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. — Киселев И. А. (1954). Пиррофитовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. — Кожова О. М. (1964). Фитопланктон Иркутского водохранилища. В кн.: Биология Иркутского водохранилища, Новосибирск. — Кожова О. М. (1966). Первые данные о фитопланктоне Братского водохранилища. Изв. СО АН СССР, 4, 1. — Кожова О. М. (1970). Формирование фитопланктона Братского водохранилища. В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М. — Коршиков О. А. (1953). Визначник прісноводних водоростей Украінськоі РСР. V. Підклас протококові. — Курсанов Л. И., М. М. Забелина, К. И. Мейер, Я. В. Ролл, Н. И. Цешинская. (1953). Определитель низших растений, I. — Матвиенко А. М. (1954). Золотистые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР, 3.

Научно-исследовательский
институт биологии,
Иркутск.

Получено 19 VII 1976.

УДК 005 : 581.4 : 582.89

Д. Д. Басаргин, П. Г. Горовой, Б. И. Семкин

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗМЕРОВ МЕРИКАРПИЕВ У БОРЩЕВИКОВ *HERACLEUM* L. ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ

D. D. BASARGIN, P. G. GOROVOY, B. I. SIOMKIN. TAXONOMIC VALUE OF MERICARPS SIZE OF FAR EASTERN AND NORTH AMERICAN *HERACLEUM* L.

С помощью мер разнообразия и взаимозависимостей анализируется размерный состав мерикарпиев у видов рода *Heracleum* L. (секция *Heracleum*) Дальнего Востока и Северной Америки. Нахождение соответствующих мер производилось методами статистической теории информации. У исследуемых таксономических объектов на примере изучения изменчивости их карпологических признаков выявлены параметрические различия, рассматриваемые в качестве элементов межвидовой дифференциации. В частности, показано, что по величине мер взаимозависимости линейных размеров мерикарпиев североамериканский вид *Heracleum lanatum* Michx. значительно обособился от родственных ему представителей Азии. Подобное высказывается и в отношении азиатского прогрессирующего вида *H. dissectum* Ledeb., заметно отличающегося от представителей восточноазиатской ветви секции *Heracleum*.

Представители секции *Heracleum* рода *Heracleum* L. (сем. *Umbelliferae-Apiaceae*) морфологически слабо дифференцированы на уровне межвидовых различий. Значительная гомоморфность видов секции наблюдается на всей обширной территории их распространения в Голарктике.

В настоящей работе рассматриваются виды секции *Heracleum*: *H. dissectum* Ledeb., борщевик рассеченный, *H. dulce* Fisch., борщевик сладкий, *H. moellendorffii* Hance, борщевик Меллендорфа, *H. voroschilovii* Gorovoi, борщевик Ворошилова. Последние три вида распространены только в пределах Дальнего Востока. Сибирско-центральноазиатский ареал *H. dissectum* на Дальнем Востоке охватывает значительную часть Амурской обл. и северные районы Хабаровского края. Наряду с азиатскими объектами изучался также североамериканский вид *H. lanatum*. Michx, борщевик шерстистый. В морфологическом отношении названные выше растения с первого взгляда производят впечатление одного вида.

Данные химических исследований подтвердили сходство азиатских видов по флавоноловому составу (Басаргин, Горовой, 1975). Изоморфизм некоторых структур у борщевиков накладывает ограничения на возможности их таксономической идентификации. Вследствие этого до настоящего времени не решена проблема видовой самостоятельности *H. dulce*. В принципе данный вопрос касается и других видов. Неясность межвидовых границ, например, в системе *H. dulce—H. lanatum*, является источником давних разногласий в толковании различий между этими двумя видами. Как известно, шведский ботаник Э. Хультен (Hultén, 1929, 1967, 1968, 1972, 1973) не признает самостоятельности *H. dulce*, а рассматривает его как азиатскую популяцию *H. lanatum*. По Хультену (Hultén, 1973), азиатская ветвь *H. lanatum* простирается до Гималаев. В обсуждаемом вопросе отсутствует единство взглядов среди японских и американских исследователей (Муракоси, 1938; Kitagawa, 1939, 1960; Makino, 1940; Hiroe, 1949, 1958; Hiroe, Constance, 1958; Kitamura, Murata, 1964; Ohwi, 1965; Constance, 1972). Между тем существует мнение об отсутствии вида *H. lanatum* в Азии (Комаров, 1929; Ворошилов, 1966; Горовой, 1966). В целом для решения затрагиваемой проблемы нужен поиск дополнительных аргументов. Приемлемость той или иной точки зрения в какой-то степени может считаться возможной при наличии новых данных, проливающих свет на природу исследуемых объектов.

Сравнение видов *Heracleum* традиционными методами фитосистематики дает немалую возможность различать их по ряду признаков вегетативной и генеративной систем (Горовой, 1966). Мы акцентировали внимание на изучении карпологических признаков (размеры и формы мерикарпиев). Важно отметить, что в градациях формы мерикарпиев у борщевиков про-

слеживается видовая специфичность, несмотря на то что морфологические признаки мерикарпиев разных видов в значительной мере перекрываются. У *H. dissectum* мерикарпии преимущественно продолговатые с выраженным клиновидным основанием, дорзальные масляные канальцы удлиненно-булавовидные. *H. moellendorffii* имеет мерикарпии менее продолговатые, т. е. более округлые, дорзальные масляные канальцы несколько укороченные и булавовидность их более выражена. *H. moellendorffii* и *H. voroschilovii* весьма близки в таксономическом отношении, однако у последнего округлость мерикарпиев выражена в большей степени и булавовидность дорзальных, а также и комиссуральных канальцев проявляется особенно рельефно. Мерикарпии *H. dulce* отличаются более крупными размерами, чем у названных выше видов. Выделяются и такие признаки, как крылатость мерикарпиев, явно выраженная линейная гетеромерность дорзальных канальцев. Форма мерикарпиев варьирует от продолговатой с остроклиновидным до округлой с тупоклиновидным основанием. В отличие от мерикарпиев азиатских видов у североамериканского *H. lanatum* мерикарпии отличаются более широким диапазоном варьирования линейных размеров (по длине и ширине), наибольшей степенью линейной гетеромерности дорзальных масляных канальцев, при этом крылатость мерикарпиев явно превосходит таковую у азиатских представителей рода. Таким образом, по внешним морфологическим чертам мерикарпиев каждый из рассматриваемых видов имеет свое «лицо», однако по выраженности признаков картина таксономической дифференциации азиатско-американских видов *Heracleum* в деталях не ясна. В связи с этим мы задались целью провести тщательный анализ одной из важнейших фенетических характеристик — взаимозависимости линейных размеров мерикарпиев (x — длина, y — ширина). Надо отметить, что анализ структуры данных по размерам генеративных органов у биологических объектов широко применяется в практике систематиков. Взаимозависимость между x и y, которую мы рассматриваем как ($x \leftrightarrow y$)-систему, относится к числу устойчивых функций, труднее всего поддающихся «расшатыванию» в процессе эволюции, поэтому ($x \leftrightarrow y$)-система может быть использована в качестве показательного дискриминанта при различии таксономических объектов.

С целью исследования ($x \leftrightarrow y$)-системы исходный материал был подготовлен следующим образом. Для массового замера сбор мерикарпиев (семян) проводили в конце лета и начале осени, т. е. в период полного созревания плодов в течение 1969—1974 гг. в следующих районах: 1) *Heracleum dissectum* — Зейском, Сковородинском и Свободненском Амурской обл.; Комсомольском, Верхне-Буреинском и Аяно-Майском Хабаровского края; 2) *H. moellendorffii* — на территории Приморского края — в Анучинском, Дальнереченском Кавалеровском, Кировском, Лазовском, Надеждинском, Партизанском, Уссурийском, Хасанском, Чугуевском, Шкотовском и Яковлевском р-нах, а также в окрестностях Владивостока; в Облученском и им. Лазо р-нах Хабаровского края; 3) *H. voroschilovii* — на побережье Японского моря в пределах Дальнегорского, Лазовского и Ольгинского р-нов Приморского края; 4) *H. dulce* — на п-ве Камчатка, в окрестностях Петропавловска-Камчатского, в окрестностях поселков Елизово, Соболево и Озерновского Камчатской обл., на островах Карагинский, Сахалин; в Долинском, Холмском и Углегорском р-нах Сахалинской обл., на Курильских о-вах — Итуруп и Кунашир; в Хабаровском крае — в окрестностях Николаевска-на-Амуре и Советская Гавань, в бухте Гроссевича; в Приморском крае — на побережье Японского моря в пределах Тернейского р-на. Плоды *H. lanatum* были получены в 1972 г. из Канады (происхождение материала — провинции Онтарио и Квебек). В приобретении данного материала нам любезно помогли руководители Арборетума и Ботанического сада Центральной экспериментальной базы Института исследований растений Департамента земледелия Канады (Оттава) д-р У. Дж. Коди (W. J. Cody) и д-р У. Е. Кемп (W. E. Kemp), которым, пользуясь случаем, приносим искреннюю благодарность.

Сбор семян (мерикарпиев) в полевых условиях производился с каждого отдельного растения по 15—30 штук, семена собирались только с центральных (основных) зонтиков. Мерикарпии брались из центральной и периферической частей основного зонтика с таким расчетом, чтобы все возможные вариации изменчивости типичных мерикарпиев с каждого растения попали в выборку (эмпирическую статистическую совокупность). Объем выборки для каждого вида $N=1000$. Таким образом, для пяти видов *Heracleum* было отобрано 5000 мерикарпиев. Сверх этого количества для каждого вида выделялась так называемая контрольная партия семян (50—100 мерикарпиев) в целях коррекции выборочных данных. Однако для сравнения видов использовались показатели линейных размеров (в мм) только тех мерикарпиев, которые были включены непосредственно в анализируемую выборку. Измерения осуществлялись с точностью до 1 мм. Статистическая обработка массивов данных осуществлена путем выполнения всех вычислительных операций по заданной программе на ЭВМ «МИР-2».

Выбор плодов борщевика в качестве объектов статистического анализа нами сделан неслучайно. В таксономии зонтичных карпологические признаки имеют первостепенное значение (Сандина, 1957). В целом же карпоструктура растений характеризуется большей консервативностью элементов по сравнению с морфоэлементами вегетативной сферы. Нередко вследствие ограниченности материала виды растений описывались главным образом на основании изучения лишь небольшой части диапазона фенотипической изменчивости, что в конечном счете вносит в номенклатуру много путаницы. Однако даже полное изучение диапазона фенотипической изменчивости не всегда дает возможность распознавать в отклоняющемся экземпляре представителя данного вида. По этому поводу уместно заметить, что концепция «типа», постулирующая положение, что изменчивость животных и растений не должна выходить за известные пределы, вообще говоря, признается неверной (Блэкит, 1968). Однако без представления о «типе», об «общем плане» реального таксона классификация не имела бы смысла. Следовательно, решение затрагиваемой проблемы приводит к необходимости использования в таксономии количественных методов, которые позволяли бы четко отличить фенотипическую пластичность от контрастов формы (генотипические различия), имеющих таксономическое значение. Применение современного математического аппарата весьма эффективно для этих целей (Блэкит, 1968).

Как правило, размеры органов у растения изменяются под влиянием колебаний внешней среды (географическая и экологическая изменчивость размеров) в большей мере, чем формы. Однако почти всегда аллометрический рост, изменяя размеры органа, влечет за собой и некоторые изменения формы. При этом зависимость между размерами заведомо нелинейная. Нередки случаи, когда некоторые «аллометрические» формы описывались как отдельные вполне самостоятельные виды (Розен, 1969). Количественное исследование репрезентативного материала (в частности морфометрический анализ) позволяет заметить под покровом многочисленных модификаций генотипически обусловленную изменчивость.

Согласно приведенным выше положениям, нами рассматривается показатель «консервативности» формы плодов у борщевиков, т. е. степень зависимости линейных размеров мерикарпиев. Так как форма подвержена изменениям в результате аллометрического роста и при этом линейные размеры формы зависят нелинейно, то для измерения степени зависимости линейных размеров нельзя использовать коэффициенты корреляции. В подобном случае необходимо знать аналитическое выражение зависимости для сведения ее к линейной путем замены переменных или использовать для определения степени зависимости корреляционное отношение — один из индикаторов нелинейной зависимости. Однако названным индикатором связи следует пользоваться с осторожностью, так как на переменные накладывается ряд ограничений (Яноши, 1968; Иванова и др., 1975). Исследовать «зависимость» не только совершенно строго, но и в са-

мом общем виде можно методом анализа «неопределенности» (Эшби, 1966), в основу которого положено понятие разнообразия. Применение мер разнообразия не требует ни линейности, ни непрерывности, ни метричности, ни упорядоченности исходных данных. Понятие о разнообразии признака нами употребляется в том аспекте или в том развитии, какое оно получило в теории информации (Эшби, 1959; Кастлер, 1960; Хильми, 1966). В обсуждаемом вопросе о разнообразии признака весьма важным является представление о свойствах разнообразия. Главным образом представляет интерес сама мера разнообразия. В экологии (Гиляров, 1969), фитоценологии (Семкин и др., 1973) и других областях биологии нашел применение индекс разнообразия (H-функция), заимствованный из теории информации. H-функция задана формулой Шеннона (1963) в общем виде

$$H = -\sum_{i=1}^{n} p_i \log_2 p_i \left(\sum_{i=1}^{n} p_i = 1, p_i \geqslant 0 \right).$$

В наших статистических распределениях две переменные величины (x, y) имеют показатели при ширине разрядов $\Delta x = 1$ мм и $\Delta y = 1$ мм. Соответствующие относительные частоты суть доли p_{ij}, т. е.

$$p_{ij} = \frac{n_{ij}}{\sum_i \sum_j n_{ij}},$$

где n_{ij} — соответствующая абсолютная частота x_{ij} и y_{ij}. Суммарные доли по x и y соответственно есть

$$P_{i\cdot} = \sum_{j=1}^{m} p_{ij}; \quad i = 1, \ldots, n;$$

$$P_{\cdot j} = \sum_{i=1}^{n} p_{ij}; \quad j = 1, \ldots, m.$$

Значения p_{ij}, $p_{i\cdot}$ и $p_{\cdot j}$ для каждого вида в отдельности приведены в табл. 1, где показатели длины мерикарпиев отражены по x, а ширины — по y.

По специальным таблицам (Яглом А., И. Яглом, 1960) отыскиваются значения $-p \log_2 p$ для всех p_{ij}, $p_{i\cdot}$, $p_{\cdot j}$. В результате суммирования следует:

$$H_x (P_{i\cdot}) = -\sum_{i=1}^{n} p_{i\cdot} \log_2 p_{i\cdot},$$

$$H_y (P_{\cdot j}) = -\sum_{j=1}^{m} p_{\cdot j} \log_2 p_{\cdot j},$$

$$H_{xy} (p_{ij}) = -\sum_{i=1}^{n} \sum_{j=1}^{m} p_{ij} \log_2 p_{ij};$$

$$I_{xy} = H_x + H_y - H_{x,y}.$$

Для расчетов функций $H_{(x)}$, $H_{(y)}$, $H_{(x,y)}$ и $I_{(x,y)}$ были составлены матрицы по данным, приведенным в табл. 1. В качестве иллюстрации одна из матриц по данным для *H. dulce* приведена в табл. 2.

В дополнение к найденным $H_{(x)}$, $H_{(y)}$, $H_{(x,y)}$ и $I_{(x,y)}$ целесообразно рассчитать относительные меры взаимозависимости K. и K_1, которые находятся по методу, описанному в литературе (Сёмкин, 1973),

$$K_{0(x,y)} = \frac{2I_{x,y}}{H_x + H_y}; \quad K_{1(x,y)} = \frac{I_{x,y}}{H_{x,y}}.$$

Найденные меры разнообразия и взаимозависимостей линейных размеров мерикарпиев (с учетом показателей стандартного отклонения σ)

ТАБЛИЦА 1

Значения p_{ij}, $P_{i\cdot}$, $P_{\cdot j}$

H. dissectum

y \ x		7	8	9	10	11	12	$P_{i\cdot}$
5	0.002	0.038	0.029	0.032	0.001			0.102
6	0.012	0.072	0.094	0.103	0.029	0.001		0.311
7	0.005	0.068	0.131	0.138	0.068	0.012		0.422
8		0.025	0.052	0.047	0.024	0.003	0.005	0.156
9			0.002	0.005	0.001			0.008
				0.001				0.001
$P_{\cdot j}$	0.019	0.203	0.308	0.326	0.123	0.016	0.005	1.000

H. dulce

y \ x		7	8	9	10	11	12	13	$P_{i\cdot}$
5		0.003	0.008	0.012	0.009	0.002			0.034
6	0.002	0.008	0.029	0.042	0.042	0.017	0.012		0.152
7		0.020	0.035	0.055	0.078	0.069	0.047	0.019	0.323
8		0.004	0.018	0.040	0.073	0.081	0.074	0.018	0.308
9			0.002	0.016	0.039	0.054	0.045	0.008	0.164
				0.003	0.006	0.008	0.001	0.001	0.019
$P_{\cdot j}$	0.002	0.035	0.092	0.168	0.247	0.231	0.179	0.046	1.000

H. moellendorffii

y \ x		7	8	9	10	11	12	$P_{i\cdot}$
5	0.001	0.006	0.006	0.004	0.002			0.019
6	0.001	0.026	0.035	0.038	0.014	0.004		0.118
7	0.011	0.038	0.100	0.124	0.112	0.059	0.014	0.458
8	0.001	0.020	0.054	0.079	0.075	0.075	0.039	0.343
9			0.001	0.011	0.011	0.020	0.015	0.058
			0.001			0.002	0.001	0.004
$P_{\cdot j}$	0.014	0.090	0.197	0.256	0.214	0.160	0.069	1.000

H. voroschilovii

y \ x		7	8	9	10	11	$P_{i\cdot}$
5				0.002	0.001		
	0.002	0.004	0.007	0.008	0.005		0.026
6	0.001	0.026	0.096	0.077	0.029	0.008	0.237
7		0.009	0.129	0.216	0.182	0.015	0.551
8			0.005	0.079	0.079	0.020	0.183
$P_{\cdot j}$	0.003	0.039	0.237	0.382	0.296	0.043	1.000

H. lanatum

y \ x		6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	$P_{i\cdot}$
5			0.001	0.001	0.002							0.004
6	0.002	0.007	0.020	0.024	0.025	0.003	0.001					0.082
7		0.005	0.022	0.045	0.063	0.050	0.031	0.015				0.231
8		0.001	0.013	0.040	0.080	0.085	0.082	0.037	0.004	0.002		0.344
9			0.001	0.015	0.038	0.058	0.068	0.044	0.002	0.002	0.001	0.249
				0.001	0.003	0.020	0.031	0.018	0.005	0.002		0.080
10						0.001	0.004	0.004	0.001			0.010
$P_{\cdot j}$	0.002	0.013	0.057	0.126	0.211	0.217	0.217	0.118	0.032	0.006	0.001	1.000

ТАБЛИЦА 2

Матрица из элементов $-p_{ij}\log_2 p_{ij}$ для расчета функций H_x, H_y, $H_{x,y}$, $I_{x,y}$ (на примере данных для *H. dulce*)

y \ x		7	8	9	10	11	12	13	h_i	H_i
5		0.0251	0.0557	0.0766	0.0612	0.0179			0.2365	0.1659
6	0.0179	0.0557	0.1481	0.1921	0.1921	0.0999	0.0766		0.7824	0.4131
7		0.1129	0.1693	0.2301	0.2871	0.2661	0.2073	0.1086	1.3814	0.5266
8		0.0319	0.1043	0.1858	0.2756	0.2937	0.2780	0.1043	1.2736	0.5233
9			0.0179	0.0955	0.1825	0.3374	0.2013	0.0557	0.7803	0.4277
				0.2251	0.0443	0.0557	0.0100	0.0100	0.1451	0.1086
h_j	0.0179	0.2256	0.4953	0.8052	1.0428	0.9607	0.7732	0.2786	4.5994 (1)	2.1653 (2)
H_j	0.0179	0.1693	0.3167	0.4323	0.4983	0.4883	0.4443	0.2043	2.5715 (3)	0.1373 (4)

Примечание. $h_i = -\sum_j p_{ij}\log_2 p_{ij}$; $h_j = -\sum_i p_{ij}\log_2 p_{ij}$; $H_i = -P_{i\cdot}\log_2 P_{i\cdot}$; $H_j = -P_{\cdot j}\log_2 P_{\cdot j}$. (1) — $H_{x,y}$; (2) — H_x; (3) — H_y; (4) — $I_{x,y}$.

ТАБЛИЦА 3

Меры разнообразия линейных размеров мерикарпиев

Вид	$H_x \pm \sigma$	$H_y \pm \sigma$	$H_{x,y} \pm \sigma$
H. dissectum	1.87±0.038	2.13±0.044	3.93±0.086
H. dulce	2.17±0.046	2.57±0.056	4.60±0.102
H. moellendorffii	1.79±0.033	2.53±0.056	4.18±0.091
H. voroschilovii	1.58±0.029	1.95±0.040	3.37±0.071
H. lanatum	2.20±0.046	2.72±0.058	4.66±0.108

ТАБЛИЦА 4

Меры взаимозависимостей линейных размеров мерикарпиев

Вид	$I_{x,y} \pm \sigma$	$K_0 \pm \sigma$	$K_1 \pm \sigma$
H. dissectum	0.069±0.008	0.034±0.007	0.017±0.002
H. dulce	0.137±0.011	0.058±0.005	0.030±0.002
H. moellendorffii	0.141±0.012	0.065±0.005	0.034±0.003
H. voroschilovii	0.152±0.012	0.086±0.007	0.045±0.004
H. lanatum	0.262±0.014	0.106±0.006	0.056±0.003

приведены в табл. 3 и 4. Показатели дисперсии мер разнообразия находили по формулам Г. П. Башарина (1959), а мер взаимозависимостей — по методу Н. А. Ююкина (1974)

$$\sigma^2_{H_x} = \frac{1}{N}\left[\sum_{i=1}^{n} P_{i\cdot}\ln^2 P_{i\cdot} - H_x^2\right],$$

$$\sigma^2_{H_y} = \frac{1}{N}\left[\sum_{j=1}^{m} P_{\cdot j}\ln^2 P_{\cdot j} - H_y^2\right],$$

$$\sigma^2_{H_{x,y}} = \frac{1}{N}\left[\sum_{i}^{n}\sum_{j}^{m} p_{ij}\ln^2 p_{ij} - H_{x,y}^2\right],$$

$$\sigma^2_{I_{x,y}} = \frac{1}{N}\left[\sum_{i=1}^{n}\sum_{j=1}^{m} p_{ij} \ln^2 \frac{p_{ij}}{P_{i\cdot} P_{\cdot j}} - I^2_{x,y}\right],^{1}$$

$$\sigma^2_{K_0\,(x,y)} = \frac{(2-K_0)^4}{4NH^2_{x,y}}\left\{\sum_{i}^{n}\sum_{j}^{m} p_{ij} \ln^2 \frac{p_{ij}^{\frac{2}{2-K_0}}}{P_{i\cdot} P_{\cdot j}}\right\},$$

$$\sigma^2_{K_1\,(x,y)} = \frac{4}{(2-K_0)^4}\,\sigma^2 K_0.$$

Меры разнообразия (табл. 3) по признакам x, y и xy, как и следовало ожидать, не разделили исследуемых видов. Фенотипическая изменчивость видов находится в очень сходных пределах (различия модификаций незначительны). Однако показатели «консервативности» формы плодов четко разделили совокупность видов на три группы (табл. 4); 1) *H. dissectum*; 2) *H. dulce*, *H. moellendorffii*, *H. voroschilovii*; 3) *H. lanatum*. Интерпретация данных табл. 4 состоит в следующем. Смысловое содержание приводимых показателей следует понимать как степень взаимозависимостей двух переменных величин (функционалов x и y). Наибольшая взаимозависимость выявлена у *H. lanatum*, а наименьшая — у *H. dissectum*. Следовательно, *H. dissectum* является изменчивым видом. Этого и следовало ожидать, поскольку для *H. dissectum* характерна широкая экологическая амплитуда адаптаций (мезо- и ксерофитные условия на обширном пространстве Сибири и Центральной Азии). По изменчивости формы листа *H. dissectum* не имеет себе равных. Сложный непарноперистый лист у *H. dissectum* может иметь до 7 листочков, размеры которых сильно варьируют по длине и ширине, но еще более выделяется у листьев рассеченность листовой пластинки, что в целом полностью оправдывает присвоение видового эпитета dissectum. Однако, в юго-восточной, периферийной части ареала форма листа *H. dissectum* становится почти подобной таковой у *H. moellendorffii*. Степень рассеченности листьев *H. dissectum* варьирует в широких пределах, что не наблюдается у других видов.

В соответствии с данными табл. 4 можно констатировать, что *H. lanatum* отличается наименьшей изменчивостью, хотя для мерикарпиев этого вида характерны наибольшие показатели разнообразия. Таким образом, *H. dissectum* и *H. lanatum* по отношению друг к другу в некоторой степени представляются противоположностями и заметно отличаются от представителей восточноазиатской группы (*H. dulce*, *H. moellendorffii*, *H. voroschilovii*), внутри которой весьма слабо выражены таксономические различия по показателям $I_{(x,y)}$, но по показателям K_0 и K_1 существуют ощутимые различия.

В результате сравнения мер взаимозависимостей линейных размеров мерикарпиев у рассматриваемых видов *Heracleum* обнаруживается, что североамериканский вид *H. lanatum* на общем фоне изменчивости признака ($x \leftrightarrow y$)-системы существенно отличается от представителей секции *Heracleum* Азии. Даже исключительно близкие (по признакам формы листа, по общему габитусу) виды *H. dulce* и *H. lanatum* по показателям $I_{(x,y)}$ находятся на значительном расстоянии друг от друга. При наличии точных данных увеличивается возможность с большей уверенностью судить о различном характере изменчивости этих двух видов. Следует уточнить, что степень стабильности формы плодов у *H. dulce* ($I_{(x,y)}=0.137$) выражена почти в 2 раза слабее, чем у *H. lanatum* ($I_{(x,y)}=0.262$). Данный факт с точки зрения эволюции свидетельствует о наибольшем прогрессе вида *H. dulce*. У североамериканского *H. lanatum* на современном этапе эволюции наблюдается меньшее проявление «возмущений» во взаимозависимости линейных

[1] При использовании двоичных логарифмов в данной и вышеприведенных трех формулах необходимо результаты умножить на множитель $\log^2_e 2$, где e — основание натурального логарифма.

размеров мерикарпиев. Результаты «взвешивания» мер взаимозависимости (табл. 4) являются аргументами, не согласующимися с концепцией *H. dulce*=*H. lanatum*. На примере поведения двух статистических переменных ($x \leftrightarrow y$)-системы размерного состава мерикарпиев показано, что виды *H. dulce* и *H. lanatum* в процессе эволюции заметно разошлись. Надо полагать, в прошлом длительное время функционировали трансберингийские каналы генетических связей в системе *H. lanatum—H. dulce*. Распад «берингийского моста» ускорил появление черт обособленности современного вида *H. dulce* от его предка *H. lanatum*. Очевидно, те изменения, которые пережила Берингия, слабо коснулись популяций *H. lanatum* на евроамериканском субконтиненте. На азиатском же материке популяции борщевиков испытали достаточно сильное давление экологического пресса. Трансформация «азиатской» популяции *H. lanatum* в новый вид происходила на фоне усиливающейся географической изоляции, т. е. связана непосредственно с разрушением берингийского моста. Возможно, вид *H. dulce* является более поздним явлением, т. е. результатом преобразования азиатской ветви *H. lanatum*. Поскольку вид *H. dulce* является дериватом *H. lanatum*, то, разумеется, у этих видов «своя» общая система признаков представлена большой группой сходных морфоэлементов. Но тем не менее, согласно данным табл. 4, по особенностям изменчивости карпологических признаков вид *H. dulce* стоит в ряду азиатских представителей и входит в группу восточноазиатской ветви секции *Heracleum*.

Сравнительно недавно из чаудинских отложений в Гурии (Западная Грузия), относящихся к верхнему плиоцену, описан новый вид *H. guriense* (Чочиева, 1960). По форме и размерам мерикарпии из чаудинских слоев более всего похожи на мерикарпии современных видов секции *Heracleum*, но по форме канальцев ближе к видам секции *Pubescentia*. Новый верхнеплиоценовый ископаемый вид *H. guriense* характеризуется наличием более крупных и округлых мерикарпиев по сравнению с мерикарпиями у современных видов секции *Heracleum*. У ископаемого вида мерикарпии с шестью дорзальными масляными канальцами, тогда как для мерикарпиев современных видов *Heracleum* типично наличие четырех канальцев. Современный североамериканский вид *H. lanatum* по ряду карпологических признаков ближе всего к ископаемому виду *H. guriense* (большее число крупных мерикарпиев, их округлость, около 25% мерикарпиев имеют по 6 дорзальных масляных канальцев), т. е. он в значительной степени сохранил следы древности. У азиатских представителей *Heracleum* наблюдается более слабое проявление черт древности в структуре мерикарпиев, в частности добавочные дорзальные канальцы встречаются сравнительно редко (около 1% — по шесть канальцев, около 8% — по пять канальцев). У азиатских видов значительна частота встречаемости (около 20%) мерикарпиев с недоразвитым четвертым канальцем, т. е. очевидна тенденция в сторону развития только трех канальцев. Таким образом, с верхнего плиоцена и до современного этапа эволюция числа дорзальных масляных канальцев мерикарпиев у борщевиков имела тенденцию к сокращению их числа от 6 к 4, а далее, очевидно, следует ступень формирования структуры мерикарпия с тремя канальцами. Сравнение неонтологического материала с палеонтологическим позволяет судить о том, что азиатские представители секции *Heracleum* филогенетически продвинулись более, чем их близкий родственник в Северной Америке. Таким образом, вышеприведенными данными фактически не подтверждается представление о распространении вида *H. lanatum* в Азии.

Авторы выражают благодарность инженеру-программисту В. В. Наумовой за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д., П. Г. Горовой. (1975). Флавоноиды дальневосточных видов борщевика *Heracleum* L. Растит. ресурсы, 11, 1 — Башарин Г. П. (1959). О статистической оценке энтропии последовательности независимых случайных величин. Теория вероятностей и ее применение, 4, 3. — Блэкит Р. Э. (1968). Морфологический анализ. В кн.: Теоретическая и математическая биология. М. — Воро-

шилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). — Гиляров А. М. (1969). Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. Ж. общ. биол., 30, 6. — Горовой П. Г. (1966). Зонтичные (сем. *Umbelliferae* Moris.) Приморья и Приамурья. Систематический обзор, географическое распространение, качественный химический состав. — Иванова В. М., В. Н. Калинина, Л. А. Нешумова, И. О. Решетникова. (1975). Математическая статистика. — Кастлер Г. (1960). Азбука теории информации. В кн.: Теория информации в биологии. М. — Комаров В. Л. (1929). Флора полуострова Камчатки, 2. — Муракоси М. (1938). Флора Японии (на японск. яз.). — Розен Р. (1969). Принцип оптимальности в биологии. — Сандина И. Б. (1957). О значении карпологических признаков для систематики рода *Heracleum* L. Бот. ж., 42, 4. — Семкин Б. И. (1973). Об информационных мерах и метриках. В кн.: Исследование систем. I. Анализ сложных систем. Владивосток. — Семкин Б. И., К. Д. Степанова, М. А. Щербова. (1973). Влияние скашивания на видовую структуру крупнотравного сообщества на Камчатке. Бот. ж., 58, 5. — Хильми Г. Ф. (1966). Основы физики биосферы. — Чочиева К. И. (1960). Новый вид *Heracleum* из чаудинских отложений Гурии. ДАН СССР, 130, 3. — Шеннон К. (1963). Математическая теория связи. В кн.: Работы по теории информации и кибернетике. М. — Эшби У. Р. (1959). Введение в кибернетику. — Эшби У. Р. (1966). Принципы самоорганизации. В кн.: Принципы самоорганизации. М. — Юкин Н. А. (1974). Информационно-статистический метод исследования связей между переменными. В кн.: Геофизические исследования планетарной системы «Ледники-океан-атмосфера». Владивосток. — Яглом А. М., И. М. Яглом. (1960). Вероятность и информация. — Яноши Л. (1968). Теория и практика обработки результатов измерений. — Constance L. (1972). Patterns in the distribution of japanese-american *Umbelliferae*. Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. Amsterdam—London—New York. — Hiroe M. (1949). *Heracleum* of Japan. Acta Phytotax. et Geobot., 14, 1. — Hiroe M. (1958). *Umbelliferae* of Asia (excluding Japan). — Hiroe M., L. Constance. (1958). *Umbelliferae* of Japan. Univ. Calif. Publ. Bot., 30, n⁰ 1. — Hultén E. (1929). Flora of Kamtschatka and Adjcent Islands. Stockholm. — Hultén E. (1967). Comments on the Flora of Alaska and Yukon. Arkiv för Botanik, Ser. 2, Bd. 7, 1. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring territories. A manual of the vascular plants. Standford, California. — Hultén E. (1972). The Plant Cover of Southern Kamtschatka. Arkiv för Botanik, Ser. 2, Bd. 7, 8. — Hultén E. (1973). Supplement to Flora of Alaska and neighboring territories. A Study in the Flora of Alaska and the Transberingian Connection. Bot. Not., 126. — Kitagawa M. (1939). Lineamenta flora Manchuricae. Rep. Inst. Sci. Res. Manch., 3, 1. — Kitagawa M. (1960). Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 5, 1. — Kitamura S., G. Murata. (1964). Coloured illustrations of herbaceous plants of Japan. Osaka. — Makino T. (1940). An illustrated flora of Nippon. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ АН СССР,
Тихоокеанский институт географии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 21 IV 1976.

УДК 577.95 : 582.751.1

Р. С. Верник, Л. Е. Маркова, Тура Рахимова

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *ZYGOPHYLLUM ATRIPLICOIDES* FISCH. ET MEY. (*ZYGOPHYLLACEAE*)

R. S. VERNIK, L. E. MARKOVA, T. RAKHIMOVA. SOME BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *ZIGOPHYLLUM ATRIPLICOIDES* FISCH. ET MEY. (*ZYGOPHYLLACEAE*)

В естественных условиях произрастания *Zygophyllum atriplicoides* на Чартакских адырах Ферганской долины отмечается круглогодичная вегетация этого растения за счет двух генераций побегов и листьев. Листья весенней и летней генерации различаются морфологически, по содержанию воды, осмотическому давлению и водному дефициту. Летние листья, образующиеся на брахибластах, функционируют в течение всего года, что свидетельствует о глубокой приспособленности растений к условиям среды.

Zygophyllum atriplicoides Fisch. et Mey. — один из немногих кустарников, характерных для формации *Artemisieta sogdianae*, господствующий в южных

предгорьях Чаткальского хребта (Верник, Рахимова, 1973). Рельеф здесь холмистый, рассеченный руслами сухих саев. Климатические условия более жесткие, чем в северных и восточных предгорьях Чаткальского хребта, ближе к пустынным, чем к полупустынным. За год выпадает 243.8 мм осадков, в основном в осенне-зимне-весенний период. Лето без дождей, жаркое, в июле средняя температура воздуха 25.5, максимальная — 40.6° С. Среднегодовая относительная влажность воздуха 63.7%, а в июле она снижается до 46.7%. Постоянные ветры уже в мае иссушают почву, уменьшая тот небольшой запас воды, который накапливается весной в верхнем горизонте. Эти условия определяют господство в естественном растительном покрове полукустарничков (*Artemisia sogdiana*, *Kochia prostrata*, *Salsola orientalis*) и эфемеров (*Bromus tectorum*, *Strigosella africana*, *Lallemantia royleana*, *Amberboa bucharica*, *Eremopyrum orientale* и др.). На высотах 600—800 м над ур. м. единственным кустарником, встречающимся среди однообразного ландшафта из *Artemisia sogdiana*, является *Zygophyllum atriplicoides*. На высотах 800—1000 м над ур. м., на каменисто-щебнистых склонах и вершинах адырных гряд наряду с ним появляются *Amygdalus spinosissima*, *Cerasus erythrocarpa*, *Ephedra equisetina* и кое-где *Pistacia vera*.

Zygophyllum atriplicoides Fisch. et Mey. — парнолистник лебедовидный — был описан из Закавказья (Fischer, 1833). В 1926 г. М. Г. Попов различал у *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. ssp. *typicum* M. Pop. две разновидности на основании количества гнезд в коробочке; var. *pentamerum* M. Pop. и var. *tetramerum* M. Pop. Одновременно он обратил внимание на то, что в Средней Азии повсюду от Копет-Дага до Ферганской долины обе разновидности растут совместно.

А. Г. Борисова (1949) описала несколько новых видов *Zygophyllum* L., в том числе несколько географических рас, родственных *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. В частности, были описаны четырехмерный *Z. gontscharovii* Boriss. (=*Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. ssp. *typicum* M. Pop. var. *tetramerum* M. Pop.) и крупноплодный *Z. megacarpum* Boriss. Впоследствии Борисова (1957) выделила некоторые кустарниковые парнолистники, в том числе *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. и *Z. gontscharovii* Boriss. в новый род *Halimiphyllum* (Engl.) Boriss.

Обрабатывая семейство *Zygophyllaceae* Lindl. для «Флоры Узбекистана», М. Г. Попов (1959) оставил рассматриваемые виды в роде *Zygophyllum* L. и указал, что пятимерный *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey. встречается в Закавказье, в Иране и в Средней Азии (в районе Бухары, в Ферганской долине и Центральном Тянь-Шане), а четырехмерный *Z. gontscharovii* Boriss. — в южном Памироалае (в пределах Узбекистана и Таджикистана), в Бадхызе и в Иране.

В изученном нами районе (предгорья Чаткальского хребта) мы часто наблюдали четырех- и пятигнездные плоды на одном растении. Эти плоды к тому же очень сильно варьировали в размерах (от 1.5 до 8 см по ширине). Поэтому мы считаем, что вопрос о географических расах парнолистников, родственных полиморфному *Z. atriplicoides* Fisch. et Mey., должен быть вновь тщательно изучен.

Парнолистник лебедовидный избегает мягких элементов рельефа и мелкоземистых почв: на крутых, каменисто-щебнистых склонах бугров и гряд он становится субдоминантом в ряде ассоциаций: колючелистниково-парнолистниково-полынной (Artemisia sogdiana—Zygophyllum atriplicoides—Acanthophyllum albidum), чогоново-парнолистниково-полынной (Artemisia sogdiana — Zygophyllum atriplicoides +Aellenia subaphylla), парнолистниково-миндалево-полынной (Artemisia sogdiana — Amygdalus spinosissima+Zygophyllum atriplicoides), парнолистниково-эфедрово-полынной (Artemisia sogdiana — Ephedra equisetina+Zygophyllum atriplicoides) и др.

В литературе сведений о биологии и экологии *Zygophyllum atriplicoides* очень мало. По нашим наблюдениям, в естественных условиях обитания вегетация парнолистника начинается рано — в марте. Молодые побеги и листья очень сочные и охотно поедаются скотом. Вследствие этого

в естественных фитоценозах кусты его большей частью объедены и не превышают 40—60 (100 см), лишь изредка встречаются экземпляры с сохранившимися молодыми побегами.

Устойчивость в жестких, ксеротермических условиях горной полупустыни, хорошая поедаемость мелким рогатым скотом (Ларин и др., 1956, наши наблюдения) определяют перспективность этого растения в качестве компонента при создании искусственных пастбищ в предгорьях Западного Тянь-Шаня.

Мы изучали рост и развитие сеянцев *Zygophyllum atriplicoides* в условиях культуры на Кучкарабадском опорном пункте Института ботаники АН УзССР, расположенном в Янгикурганском районе Наманганской обл.

Посев был произведен 30 XI 1971 в лунки по 5—10 семян этого года сбора из близрасположенных естественных зарослей. Всходы появились к 15 III 1972. Семядольные листья сохранялись в течение месяца. С 20 апреля отмечено начало формирования первой пары настоящих листьев, сероватых от густого опушения. Рост сеянцев продолжался до конца июня, когда их высота достигла 12—16 см. Листья к этому времени заметно увеличились в размере, приобрели обратнояйцевидную форму и благодаря изрежевшемуся опушению стали темно-зелеными. Летом из пазушных почек появились укороченные побеги с первой, а затем второй парой сизых молодых листочков овальной формы. Крупные весенние листья в августе опали.

Сформировавшиеся в 1972 г. летние сизые листья сохранились без изменений до весны следующего года. С марта 1973 г. из расположенных в их пазухах зимующих почек начали образовываться боковые ростовые побеги с супротивно расположенными, оттянутыми в черешок листьями обратнояйцевидной формы, 20—30 (40) мм дл. В пазухах этих листьев сформировались почки, которые в мае—июне образовали сначала по одной, а затем по второй паре продолговато-овальных сизых листьев. Летом крупные весенние листья опали, а мелкие сохранялись всю зиму. Весной эти перезимовавшие листья несколько увеличились в размере, стали темно-зелеными, из расположенной в их пазухах зимующей почки начал развиваться новый побег, повторяя вышеописанный цикл. Перезимовавшие листья, расположенные в основании молодого побега, в мае желтели и отмирали.

Таким образом, период жизнедеятельности летних листьев почти равен календарному году, а появляющихся ранней весной — лишь 3—3.5 месяца. Это одно из немногих растений, сохраняющее в течение всего года фотосинтезирующие органы.

На 4-й год вегетации отдельные экземпляры впервые зацвели, но цветки опали, не образовав плодов. На 5-й год эти растения нормально цвели и плодоносили, а весной 6-го года вегетации 25% растений достигли генеративной фазы. На кусте формировалось до 30 плодов, созревавших в середине мая.

Поскольку ранней весной сочные годичные побеги стравливаются черепахами, высота 6-летних экземпляров составляла в среднем 30—35 см при таком же диаметре куста. У этих растений сохраняется только нижняя часть главной оси 6—10 см высотой (верхушечная почка отмирает на 2—3-й год). На ней развито в среднем семь 3—5-летних боковых осей второго порядка от 17 до 37 см дл. с 7—21 узлами. Междоузлия в нижней части побегов имеют в длину до 3 см, а в верхней — около 1 см.

В нижней и средней частях типичной оси второго порядка в среднем развивается пять удлиненных побегов третьего порядка (до 25 см дл.), а в верхней части — 14—19 супротивно расположенных укороченных побегов. На ростовых побегах третьего порядка формируются только брахибласты.

Генеративные побеги развиваются только как боковые на брахибластах, расположенных в верхних узлах (не всех!) прошлогоднего прироста. Цветки в почках сформированы уже летом, что обеспечивает им раннее цветение.

Таким образом, у парнолистника наблюдаются не только две генерации листьев, но и две генерации побегов. Первая генерация — ростовые побеги с крупными весенними листьями, их площадь у 6-летнего растения в среднем составляет 314 см^2. Вторая генерация — укороченные побеги (брахибласты) со средней площадью листьев 136 см^2.

Предположив, что листья различаются не только морфологически, по продолжительности жизнедеятельности и периоду вегетации, но и функционально, чем и объясняется их разная устойчивость к летней засухе, мы провели исследования некоторых показателей водного режима у различных типов листьев.

Содержание влаги в листьях определяли гравиметрически, осмотическое давление — методом Н. А. Гусева (1960), водный дефицит листьев от полного насыщения — по Чатскому (Catský, 1960). Все определения проводились в 13 ч.

Выявлено, что мелкие, сизые, узковальковатые и крупные, зеленые, широко-обратнояйцевидные листья отличаются по содержанию влаги, осмотическому давлению и водному дефициту (см. таблицу). Так, в мае—июне в крупных листьях содержится на 8—10% влаги больше, чем у мелких. Их осмотическое давление на 4—5 атм. ниже, чем у мелких листьев, взятых в те же сроки. Водный дефицит у парнолистника очень мал, но у мелких листьев он почти вдвое выше, чем у крупных.

Растения с низким водным дефицитом не являются редким исключением в аридной зоне. Низкий водный дефицит характерен для ксерофитов с сочными листьями, как, например, для *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin (7.6%), *Aellenia auricula* (Moq.) Ulbr. (9.1%), *Salsola orientalis* C. G. Gmel. (12.2%) (Хасанов и др., 1977).

Таким образом, летние мелкие листья парнолистника лебедовидного более ксероморфны, чем образующиеся ранней весной на молодых побегах крупные листья. Эта ксероморфность сохраняется на всем протяжении жизнедеятельности листа.

Корень парнолистника отличается быстрым ростом в первый год жизни. У проростков он достигает 10—12 см длины, а к концу первого года вегетации при высоте основного побега 6—12 см — 70—90. Корень шнуровидный, почти неветвящийся, вертикально уходящий в глубь почвы. В последующие годы его рост замедляется. У трехлетних растений он достигает глубины 100 см, у пятилетних — 120. С первого года вегетации наблюдается образование боковых корней, отходящих от основного на глубине 30—80 см.

Отмеченные структурные и эколого-физиологические особенности свидетельствуют о глубокой и разносторонней приспособленности парнолистника лебедовидного к аридным условиям среды.

Некоторые показатели водного режима листьев разной генерации у *Zygophyllum atriplicoides* в естественных условиях произрастания (1976 г.)

Листья	Содержание влаги в листьях, % сыр. веса					Осмотическое давление, атм.			Водный дефицит, %			
	Даты наблюдений											
	9 V	19 VI	18 VII	24 VIII	27 IX	9 V	19 VI	18 VII	19 VI	18 VII	24 VIII	27 IX
Мелкие сизые	74.3±0.7	69.3±0.4	66.2±0.5	66.4	51.8	19	21	27	2.8±0.5	3.4±0.1	4.1	5.6
Крупные, зеленые	82.4±0.7	79.7±1.2	64.3±0.2	Листья опали		15	17	22	2.1±0.1	1.7±0.7	Листья опали	
Достоверность разницы (t)	8.1	8.5	3.8	—	—	—	—	—	2.0	2.3	—	—

ЛИТЕРАТУРА

Борисова А. Г. (1949). Род *Zygophyllum* L. В кн.: Флора СССР, XIV. — Борисова А. Г. (1957). Обзор нового рода *Halimiphillum* (Engl.) сем. *Zygophyllaceae* Lindl. Бот. мат. герб. БИН, XVII. — Верник Р. С., Т. Рахимова. (1973). Естественная растительность Чартакских адыров и ее пастбищная характеристика. В кн.: Биология и экология растений, вводимых в культуру в адырной зоне. Ташкент. — Гусев Н. А. (1960). Некоторые методы исследования водного режима растений. — Ларин И. В., Щ. М. Агабабян, Т. А. Работнов. (1956). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. — Попов М. Г. (1926). Generis *Zygophylli* species asiatice. Бюлл. Средн.-Аз. гос. унив., 12. — Попов М. Г. (1959). Семейство *Zygophyllaceae* — парнолистниковые. Флора Узбекистана, IV. — Хасанов О. Х., Р. С. Верник, Т. Рахимова. (1977). Особенности поведения растений различных экологических групп в культуре на Чартакских адырах. Экология, 1. — Catský I. (1960.) Determination of water deficit in disks cut out from leaf blades. Biologia Plantarum, 2 (1). — Fischer F. E. L. (1833). *Zygophyllaceae*.

Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 29 VII 1976.

УДК 581.526.33 (470.42)

И. В. Благовещенский, Н. В. Благовещенская

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ БОЛОТ УЛЬЯНОВСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ

I. V. BLAGOVESCHENSKIY, N. V. BLAGOVESCHENSKAYA. ON THE CHARACTERISTICS OF BOGS OF THE FRONT VOLGA OF ULYANOVSK

Рассматриваются особенности болот Ульяновского Предволжья. Основное внимание уделено сфагновым болотам, которые представляют собой сплавины вокруг озер. Эти сплавины интересны своими растительными группировками бореального характера с редкими для Ульяновской обл. видами растений: клюквой, росянкой, шейхцерией и т. д.

Определенное внимание в работе уделяется лесным болотам, а также болотам со вторичным растительным покровом. На одном из таких болот были отобраны образцы торфа на спорово-пыльцевой анализ. Результаты последнего позволяют сделать следующие заключения:

1) возраст исследованного торфяника относится к концу бореального периода, 2) на протяжении всего времени существования болота в его окрестностях преобладали сосновые леса зеленомошники.

Территория Ульяновского Предволжья относится к Средневолжско-Закамской провинции лесостепи тростниковых и крупноосоковых болот (Кац, 1971). По торфяно-болотному районированию Н. И. Пьявченко (1958) эта территория входит в торфяно-болотный район Приволжской возвышенности.

Условия для образования болот здесь мало благоприятны. Заболоченность района составляет лишь 0.25%. Это связано в первую очередь с особенностями климата, а именно: коэффициент увлажнения, показывающий соотношение между количеством осадков и испаряемостью, несколько меньше единицы, т. е. условия для застаивания воды неподходящие. Безусловно, на слабую выраженность и характер болотообразовательного процесса влияют геоморфологические, эдафические, гидрологические факторы.

В геоморфологическом отношении Ульяновское Предволжье представляет собой часть Приволжской возвышенности. Здесь хорошо развиты эрозионные формы рельефа. Глубоко врезанная сеть речных долин и оврагов вскрывает водоносные горизонты юрского, нижнемелового и палеогенового возрастов. Это ведет к выходу грунтовых вод в речные долины и овражно-балочную сеть, где и создается избыточное увлажнение, благоприятствующее развитию торфяников в этих формах рельефа. Сильная

расчлененность территории Ульяновского Предволжья не благоприятствует образованию водораздельных болот, а, наоборот, способствует формированию их в долинах рек и элементах овражно-балочной сети.

Особенности почвенного покрова Ульяновского Предволжья также сказываются на характере болот. Почвы черноземного типа богаты карбонатами и другими солями, что обусловливает значительную жесткость вод поверхностного стока и верховодки. Общая жесткость подземных вод из меловых и юрских отложений также высока. Все это не благоприятствует распространению сфагновых мхов и образованию болот верхового и переходного типов. Доля низинных болот составляет 88, переходных — 12%, данных о наличии в Ульяновском Предволжье болот типично верхового типа нет. Большинство болот по условиям залегания пойменные; водораздельные болота встречаются реже.

Наименее распространены, но очень интересны сфагновые болота мезотрофной фазы питания. О них в основном и пойдет речь. Наиболее крупные сфагновые болота представляют собой сплавины вокруг озер. Нами выявлено шесть таких озер. Все они расположены на высоте 200—300 м над ур. м. Происхождение озерных котловин суффозионное. Питание их происходит за счет грунтовых вод и атмосферных осадков. Ниже приводится их геоботаническая характеристика.

Озеро Кряж Барышского р-на Ульяновской обл. расположено на Свияго-Барышском водоразделе на высоте более 200 м над ур. м. среди сосново-березовых лесов. Площадь озера составляет 50 га. В литературе указания на характер растительности этого озера имеются в работе А. М. Семеновой-Тянь-Шанской (1957).

В настоящее время озеро окружено сплавиной, ширина которой колеблется от 60 до 220 м. Толщина в среднем 70 см, одинакова как в средней части, так и у зеркала воды. Площадь сплавины 30 га. В основном она образована сфагновыми мхами: *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *S. fimbriatum*, *S. fallax*, *S. obtusum*. Ботанический анализ торфа сплавины показывает, что в ее нижней части преобладает тростник, а выше по разрезу господствует сфагновый торф. Под сплавиной до самого дна все пространство заполнено озерным илом, который встречается и среди открытой водной поверхности на небольшой глубине. Таким образом, развитие сплавины начиналось с тростниковых зарослей, возникших на поверхности озерного ила и впоследствии сменившихся сфагнами, т. е. образование сплавины происходило по схеме, предложенной И. Д. Богдановской-Гиенэф (1949). Величина прироста сфагнового ковра, определенная по росянке и по сосне, соответственно равна 3 и 2.5 см в год.

В настоящее время на сплавине четко выделяются две зоны. Первая зона, примыкающая к зеркалу воды, представлена тростниково-телиптерисовой ассоциацией: *Phragmites communis*[1] здесь образует очень густые заросли. Реже встречаются *Thelypteris palustris* — $cop._2$, *Carex limosa* — $cop._1$, *Salix depressa* — $cop._1$, *S. rosmarinifolia* — sp., *S. lapponum* sp., *Betula pubescens* — sp., *Typha latifolia* — sp. Ширина этой зоны колеблется от 10 до 70 м.

Вторая зона занята осоково-клюквенно-сфагновой ассоциацией, для которой обычны следующие виды: *Oxycoccus quadripetalus* — $cop._2$, *Carex limosa* — $cop._2$, *Salix lapponum* $cop._1$, *S. rosmarinifolia* — $cop._1$, *Menyanthes trifoliata* — $cop._1$, *Drosera rotundifolia* — $cop._1$, *D. anglica* — sp., *D. rotundifolia*×*D. anglica* — sp., *Comarum palustre* — sp., *Andromeda polifolia* — sp., *Scheuchzeria palustris* — sp. Ширина второй зоны 15—120 м.

Ближе к коренному берегу сплавина переходит в осоковый кочкарник с березой пушистой (ассоциация Betula pubescens+Carex rostrata).

Собственно водная растительность представлена *Nymphaea candida*, *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton natans*, *P. lucens*.

---

[1] Все латинские названия даны по «Флоре средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964 г.).

Озеро Чекалинское Кузоватовского р-на также имеет сплавину, хорошо развитую в северной, северо-восточной и восточной частях озера. Площадь сплавины вместе с озером 40 га. Ширина от 20 до 100 м. Толщина ее составляет 80 см. Все пространство под сплавиной до дна заполнено озерным илом (мощностью до 1 м). Сплавина озера Чекалинского не имеет столь четко выраженных зон, как сплавина озера Кряж. Она образована несколькими видами сфагновых мхов: *Sphagnum palustre*, *S. angustifolium*, *S. fimbriatum*.

На сплавине нами выделено две ассоциации: тростниково-осоково-сфагновая и осоково-клюквенно-сфагновая. Флористический состав этих ассоциаций в общем сходен. Обычно встречаются: *Pinus sylvestris* — sol., *Betula pubescens* — sol., *Phragmites communis*, *Carex limosa*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Drosera rotundifolia*, *D. anglica*, *D. rotundifolia*×*D. anglica*, *Rhynchospora alba*, *Lythrum salicaria*, *Eriophorum polystachyon*.

Ближе к берегу сплавина переходит в осоковый кочкарник с березой пушистой, сменяющийся сосновым лесом черничником.

Южная и юго-западная части Чекалинского озера заболачиваются путем зарастания со дна водоема. В наступающей на озеро растительности мы выделили три зоны: у зеркала воды — тростниковая зона, ближе к берегу — сероватовейниковая и за ней — переходная зона. Наиболее четко такая зональность проявляется в северо-западной части озера. В переходной зоне от леса к болоту довольно обильны ивы: *Salix pentandra*, *S. viminalis* — sp.-cop.$_1$. Среди травянистых растений встречаются *Calamagrostis epigeios* — cop.$_2$, *Phragmites communis* — cop.$_1$, *Alisma plantago-aquatica* — sp., *Eleocharis palustris* — sp. Дальше от берега начинает господствовать вейник сероватый и в меньшей степени тростник (вейниково-тростниковая ассоциация), затем следуют чистые заросли тростника, опоясывающие эту часть озера широким поясом. Водная растительность озера представлена *Nymphaea candida*, *Nuphar luteum*, *Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium*.

Заметим, что клюква четырехлепестная, росянка английская, шейхцерия — растения очень редкие для исследуемой области, и потому нахождение их на этих болотах весьма интересно.

Несмотря на то, что сплавины этих озер мезотрофные, наличие таких растений, как *Sphagnum angustifolium*, *S. magellanicum*, *Andromeda polifolia*, *Oxycoccus quadripetalus*, *Drosera rotundifolia*, *D. anglica*, *Carex limosa*, *Rhynchospora alba*, *Scheuchzeria palustris*, свидетельствует о значительной их олиготрофности.

Озеро Светлое Барышского р-на находится на высоте 300 м над ур. м. Озеро окружено сплавиной, образованной следующими видами сфагновых мхов: *Sphagnum magellanicum*, *S. angustifolium*, *S. fallax*. На сплавине произрастают *Oxycoccus quadripetalus*, *Drosera rotundifolia*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Carex limosa*.

Озеро окружает сосновый лес зеленомошник.

Озеро Поганое Николаевского р-на расположено на высоте 350 м над ур. м. Площадь озера 11.17 га. Озеро окружено сплавиной, ширина которой колеблется от 5—10 м на севере до 90 м на юго-востоке. Площадь сплавины 3.22 га. На сплавине можно выделить две группы ассоциаций. Группа ассоциаций Betula pubescens+Carex limosa+Chamaedaphne calyculata+Sphagnum занимает южную, юго-восточную и восточную части сплавины. Кроме названных растений, здесь обычны следующие виды: *Menyanthes trifoliata*, *Drosera rotundifolia*, *Carex vesicaria*, *C. lasiocarpa*, *Comarum palustre*. Юго-западную, западную и северную части сплавины занимают ассоциации, которые можно объединить в группу: Comarum palustre+Menyanthes trifoliata+Sphagnum. Здесь, кроме указанных растений, произрастают *Carex vesicaria*, *C. dioica*, *Drosera rotundifolia*, *Typha latifolia*. Ближе к коренному берегу озера в северной и западной его частях сплавина переходит в осоковый кочкарник. Эти ассоциации объединены нами в группу: Carex pseudocyperus+Comarum palustre. Здесь встречаются также *Carex dioica*, *Typha latifolia*, *Menyanthes trifoliata*.

В южной, юго-восточной и восточной частях озера сплавину сменяет ассоциация Carex vesicaria+Calamagrostis canescens+Comarum palustre. Окружает озеро сосново-березовый лес. Водная растительность озера представлена *Nuphar luteum*, *Nymphaea candida*, *Lemna minor*, *Utricularia vulgaris*.

Характерно, что в прошлом на сплавине произрастала клюква, но в настоящее время обнаружить ее не удалось. Вероятно, это связано с тем, что озеро часто используют для водопоя скота и это во многих местах сильно нарушает целостность сплавины.

Озеро Светлое Николаевского р-на расположено на высоте 320 м. Площадь озера 10.09 га. Площадь заболоченного участка 4.81 га. Ширина сплавины колеблется от 4 м на западе до 100 м на северо-востоке. На сплавине озера можно выделить три ассоциации. С западной стороны — ассоциация Carex lasiocarpa+Carex vesicaria+Sphagnum. Кроме того, здесь встречаются *Chamaedaphne calyculata*, *Menyanthes trifoliata*, *Drosera rotundifolia*, *Calamagrostis canescens*, *Betula pubescens*.

Северо-восточная и южная части сплавины заняты ассоциацией Menyanthes trifoliata+Comarum palustre+Sphagnum. Здесь обычны также *Chamaedaphne calyculata*, *Carex limosa*, *C. lasiocarpa*, *Phragmites communis*, *Salix lapponum*, *Oxycoccus quadripetalus*. Восточная часть сплавины представлена ассоциацией Phragmites communis+Carex lasiocarpa+Carex limosa+Sphagnum. Ближе к коренному берегу сплавина сменяется ассоциацией Carex vesicaria+Carex lasiocarpa. Водная растительность озера Светлого в основном состоит из *Utricularia vulgaris*, *Potamogeton natans*. Озеро окружает сосново-березовый лес, в настоящее время сильно нарушенный.

Озеро Белое Николаевского р-на находится на высоте 320 м. Это озеро самое большое по сравнению с вышеописанными. Озеро окружено сфагновой сплавиной, к сожалению, очень нарушенной, поэтому в настоящее время озеро утратило в значительной мере свою научную ценность. Однако еще 50 лет назад оно сохраняло свой первозданный вид. К тому времени относится описание его растительности, сделанное академиком Б. А. Келлером и Б. И. Диксоном (Диксон, Келлер, 1921), поэтому мы не приводим описание растительности этого озера.

Многие болота Ульяновского Предволжья образуются вследствие заболачивания суходолов. Под разреженным древостоем из берез и сосны формируются травяные или моховые болота. Последние более характерны для севера области, где распространены елово-сосновые леса.

Общий фон на таких болотах создает сплошной покров сфагнума. На кочках вокруг деревьев много черники, на некоторых болотах обильно встречаются *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus quadripetalus*, а также осоки *Carex pilosa*, *C. vesicaria*.

Среди сосновых лесов в центральной части Ульяновского Предволжья более обычны лесные болота, представленные сосново-пушицево-вейниково-сфагновой ассоциацией (Благовещенский, 1950).

Кроме вышеупомянутых болотных массивов, на территории Ульяновского Предволжья можно выделить болота с вторичным растительным покровом. Поскольку большая часть болот на территории области фактически уже полностью лишена естественного растительного покрова вследствие интенсивных торфоразработок, их происхождение и характер коренной растительности выявить весьма затруднительно. В этом случае может помочь ботанический и спорово-пыльцевой анализ торфяной залежи. Подобный анализ мы провели при изучении торфяника «Бутырское», расположенного на Свияго-Барышском водоразделе около с. Бутырки Барышского р-на Ульяновской обл.

Современный растительный покров торфяника образован березой, ивами, рогозом, осоками и др. Гипновые мхи играют ничтожную роль в растительном покрове. Болотный массив окружают сосновые леса зеленомошники. В месте закладки шурфа мощность торфяной залежи (осушенной) 2 м (рис. 1, *в*). Подстилающим грунтом служат гумусированные суглинки голубоватого цвета, быстро темнеющие на воздухе. Торфяная залежь

Рис. 1. Спорово-пыльцевая диаграмма и строение торфяной залежи торфяника «Бутырское».

а — диаграмма общего состава пыльцы и спор (*по оси ординат* — глубины взятия проанализированных образцов, см; *по оси абсцисс* — процентное содержание всех компонентов спектра). *Цифрами* на диаграмме обозначено число зарегистрированных зерен на данном уровне.

б — концентрация пыльцы и спор (на 1 г навески) (*по оси ординат* — глубины взятия проанализированных образцов, см; *по оси абсцисс* — число пыльцевых и споровых зерен в 1 г торфа).

в — строение торфяной залежи (*1* — осоково-лесной торф, *2* — осоково-топяной, *3* — осоково-сфагновый низинный, *4* — тростниково-лесной, *5* — тростниково-топяной, *6* — суглинок, *7* — пни, *8* — угли, *9* — хвощ, *10* — пушица, *11* — сумма пыльцы деревьев, *12* — сумма пыльцы трав, *13* — сумма спор).

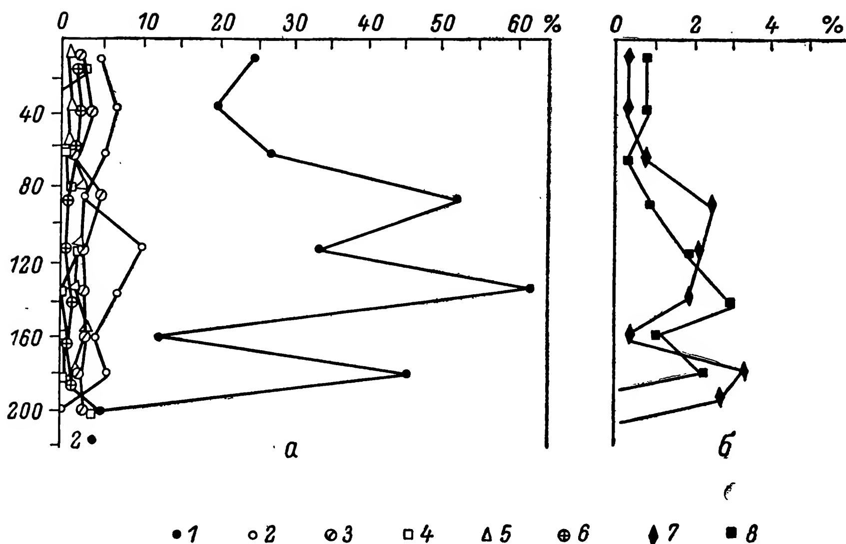


Рис. 2. Пыльцевая диаграмма торфяника «Бутырское» (*а* — деревья, *б* — широколиственные).

Здесь и на рис. 3 *по оси ординат* — глубины взятия проанализированных образцов, см; *по оси абсцисс* — процентное содержание всех компонентов пыльцевого спектра. *Цифрами* на диаграммах обозначено число зарегистрированных зерен на данном уровне.
1 — *Pinus*, 2 — *Betula pendula*, 3 — *B. pubescens*, 4 — *Alnus*, 5 — *Picea*, 6 — *Salix*, 7 — *Corylus*, 8 — *Quercetum mixtum*.

относится к низинному типу лесотопяного подтипа. Степень разложения торфа в среднем по разрезу составляет 40%.

При изучении строения залежи и спорово-пыльцевой диаграммы были восстановлены как смена условий формирования торфяника, так и отдельные этапы развития растительности прилегающей территории.

Начальной стадией развития торфяника нужно считать стадию тростниковых топей, так как нижние слои залежи — это исключительно отложения тростниково-топяного торфа с многочисленными включениями папоротника. Выше по разрезу характерны включения угля и пней сосны, свидетельствующие о происходивших пожарах. Спорово-пыльцевой спектр лесного типа (рис 1, *а*). Его состав свидетельствует о том, что в древесном покрове окружающей территории господствовали сосново-березовые разреженные леса (рис. 2). В травяном ярусе (рис. 3, *б*) наиболее характерны вересковые, зонтичные, папоротники (см. таблицу), в моховом — зеленые мхи. Наличие угольной прослойки, а также малая мощность торфа (тростниково-топяного и тростниково-лесного) говорит о том, что климат данного периода был относительно сухим. Этот период развития лесов Ульяновского Предволжья можно синхронизировать с фазой сосново-березовых лесов, которую выделяют А. А. Чигуряева (1941), Н. И. Пьявченко (1960), В. Н. Сукачев (1941). Эта фаза относится ко времени раннего голоцена по классификации М. И. Нейштадта (1952) или сухого бореального периода по классификации Блитта-Сернандера. Датировка по C^{14} — 8740 ± 120 (КРИЛ-91) (Глебов и др., 1974). В торфяной залежи к этому времени накопление торфа регистрируется до глубины 160 см.

Следующий этап развития болота характеризуется отложением осоково-топяного торфа (рис. 1, *в*). Эту смену можно объяснить тем, что после пожара обычно повышается влажность поверхности, так как обгорелые пни адсорбируют и накапливают влагу из подстилающей поверхности и воздуха (Чигуряева, Воронина, 1970). Кроме того, после пожара горизонт грунтовых вод повышается, так как естественный дренаж — деревья — уничтожается. Климат становится более влажным, что хорошо подтверждает спорово-пыльцевая диаграмма (рис. 3). На окружающей территории в древесном ярусе господствует сосна. Характерно, что кривая пыльцы сосны резко поднимается, образуя пик — максимальное ее количество во всей торфяной залежи (67%). Для этой части разреза характерно

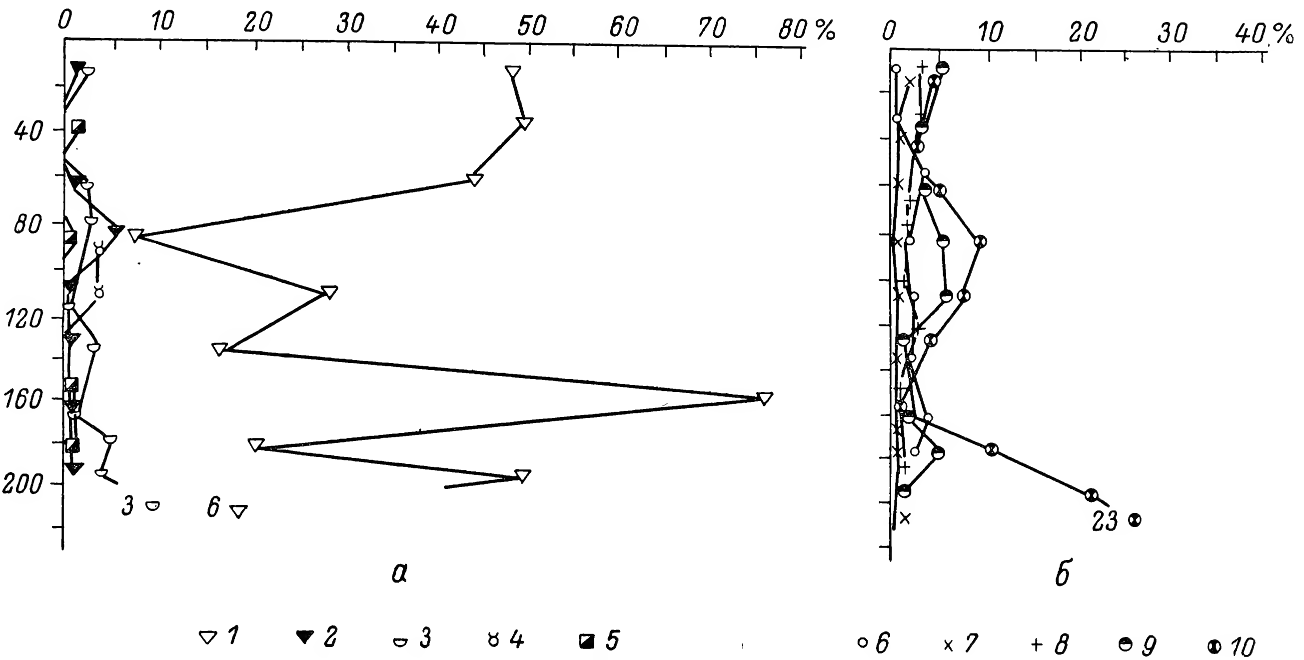


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма торфяника «Бутырское» (*а* — споры, *б* — пыльца трав).

1 — *Bryales*, *2* — *Sphagnum*, *3* — *Polypodiaceae*, *4* — *Equisetum*, *5* — *Lycopodiaceae*, *6* — *Cyperaceae*, *7* — *Chenopodiaceae*, *8* — *Artemisia*, *9* — *Poaceae*; *10* — разнотравье.

сравнительно большое содержание пыльцы березы повислой (7%). Здесь же находится и максимум пыльцы пород смешанного дубового леса (3%). Напомним, что процентное содержание компонента берется не из таблицы, а из равномасштабной диаграммы. При построении равномасштабных диаграмм была использована методика А. Н. Сладкова (1967). Общее содержание пыльцы деревьев резко возрастает и становится максимальным для всей залежи (74%). В моховом ярусе (рис. 3, *а*) господствуют зеленые мхи. Все приведенные факты, которые хорошо согласуются с данными Чигуряевой (1941), Пьявченко (1958), Е. П. Метельцевой (1968), позволяют синхронизировать данный период с началом среднего голоцена, по Нейштадту, или с атлантическим периодом, по Блитту-Сернандеру. Это — фаза климатического оптимума. Ее можно сопоставить с фазой широколиственных лесов, выделяемых теми же авторами. Отсутствие большого распространения широколиственных лесов в центральной части Ульяновского Предволжья как в прошлом, так и в настоящем объясняется действием эдафического фактора. Как известно, широколиственные породы требовательны к богатым почвам. Легкие (песчаные и песчано-щебнистые) почвы данного района обусловили господство сосновых лесов зеленомошников (Благовещенский, 1971). Климат этого времени влажный и теплый. В торфяной залежи ему соответствуют отложения торфа до глубины 115 см. Атлантический период датируется радиоуглеродным методом от 8000 до 5410±75 (КРИЛ-98).

Следующий этап развития изучаемого болота характеризуется сменой осоково-топяного торфа тростниково-лесным. Эта смена связана с изменением климата, а именно он становится более сухим, что ведет за собой облесение торфяника. Подтверждение тому — наличие в данном горизонте пней сосны и угольков (рис. 1, *в*). Значительная степень разложения торфа (45%), пнистость и наличие угольной прослойки характеризуют так называемый пограничный горизонт. Для него характерны также уменьшение количества пыльцы древесных пород и возрастание доли пыльцы трав, а также высокое содержание пыльцы смешанного дубового леса (Пьявченко, 1958), однако на диаграмме этого ясно не видно (рис. 2, таблица) вследствие малого распространения широколиственных пород. Подтверждается мнение многих авторов, что для образования пограничного горизонта особо сухих условий не требовалось. Условия были такими, что они не мешали распространению лесной растительности, и в то же время благоприятствовали гумификации растительных остатков. Таким образом, торфяник не пересыхал, а находился в условиях переменного водного режима, способствовавшего усиленной деятельности аэробных грибов и бактерий. Время образования пограничного горизонта можно отнести к концу атлантического—началу суббореального периода. Датировка по C^{14} 5410±75 (КРИЛ-98).

Наступление более холодного и сухого суббореального периода связано с отложением осоково-сфагнового низинного торфа, залегающего до глубины 80 см (рис. 1, *в*). Эта смена объясняется повышением влажности поверхности вследствие выгорания торфяника. Появление в моховом покрове значительного количества сфагнума свидетельствует о том, что вода, поступавшая на болото, была мало минерализована (рис. 3, *а*). Выше залегает осоково-лесной вид торфа (рис. 1, *в*). Начавшееся иссушение климата хорошо подтверждается изменением количества пыльцевых зерен, что видно на графике. Содержание пыльцы березы повислой резко падает (рис. 2) с ее максимального значения до минимума (2%). Характерно, что в это время количество пыльцы березы пушистой имеет максимальное значение (см. таблицу и рис. 2), что объясняется ее гидрофильностью. Естественно поэтому, что высокое содержание пыльцы березы пушистой приурочено к самому гидрофильному отложению торфа залежи (рис. 1, *в*). Сухость климата приводит к сокращению на водоразделах березы повислой и частичному замещению ее сосной; количество пыльцевых зерен последней возрастает до 51%, а также к резкому сокращению пород смешанного дубового леса (менее 1%).

Результаты спорово-пыльцевого анализа торфа с торфяника «Бутырсксе»

Состав пыльцы и спор, %	Глубина взятия образцов, м									
	0.05—0.15	0.30—0.40	0.55—0.65	0.80—0.90	1.05—1.15	1.30—1.40	1.55—1.60	1.70—1.75	1.85—1.90	2.00—2.05
Общий состав										
пыльца деревьев	35	31	36	64	49	73.5	16.5	56.5	11	2*
пыльца трав	12.5	7	13	18	19	8.3	4	20.5	30.5	24*
споры	52.5	62	51	18	32	18	79.5	23	58.5	9*
Древесная пыльца										
Pinus sylvestris	70	64	75	80	67	83	74	77	4*	2*
Picea	3	2	3	3	3	+	2	+	—	—
Betula pubescens	6	6	3	8	3	3	7	2	2*	—
B. pendula	11	22	16	3	19	8	5	10	1*	—
Alnus	4	—	+	+	2	+	1	+	3*	—
Quercus robur	3	1	+	+	3	+	3	3	—	—
Corylus avellana	+	+	2	4	4	3	+	6	3*	—
Salix	2	2	+	+	+	+	2	+	—	—
Tilia cordata	1	—	+	+	+	3	1	+	—	—
Elaeagnus	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acer	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
Ulmus	—	—	—	—	—		+	—	—	—
Пыльца трав										
Poaceae	31	19	20	31	35	16	25	24	2*	—
Artemisia	22	23	15	6	9	13	10	10	—	—
Sp. *Asteraceae*	3	3	5	—	5	1	3	+	1*	—
Chenopodiaceae	11	11	7	2	5	13	6	4	—	1*
Cyperaceae	3	10	26	7	13	25	26	13	—	—
Ericaceae	+	3	—	—	—	—	—	—	5*	—
Разнотравье	31	28	27	52	32	30	25	49	27*	23*
Споры										
Bryales	92	81	86	41	90	95	98	92	58*	6*
Sphagnales	+	—	+	28	+	+	+	+	—	—
Polypodiaceae	+	—	1	10	1	1	+	3	3*	3*
Lycopodiaceae	—	+	—	2	—	—	+	+	—	—
Equisetaceae	—	—	—	18	4	—	—	—	—	—
Неопределенные	8	19	12	+	5	3	+	4	6*	—
Общее число подсчитанных пыльцевых зерен и спор	467	471	458	453	456	450	450	456	115	35
Концентрация пыльцы и спор (количество на навеску в 1 г)	230000	440000	260000	72000	120000	140000	780000	340000	17000	22000

Примечание. Цифры со звездочкой означают абсолютные числа. Знаком + отмечено содержание пыльцы в образцах менее 1%.

Суббореальный период постепенно переходит в субатлантический, или поздний голоцен, по Нейштадту (1952). Это уже современная фаза развития лесов. Для нее характерны общее похолодание климата и сокращение лесов. Начиная с глубины 40 см общее количество пыльцевых зерен деревьев уменьшается до 31—35% (рис. 1, *а*). В древесном ярусе господствует сосна, хотя абсолютное количество ее уменьшается (20—25%). Она частично вытесняется березой, что несомненно связано с хозяйственной деятельностью человека в это время. Повышается содержание полыней, злаковых, маревых, уменьшается количество пыльцы разнотравья (рис. 3, *б*, таблица). Естественно, все это результат начавшегося сильного воздействия человека на природу Приволжской возвышенности. Впервые это произошло в бронзовом веке, но особенно сильно оно проявилось в железном (I век до н. э.).

Таким образом, на основании произведенного ботанического и спорово-пыльцевого анализа торфяника «Бутырское» можно заключить, что болото имеет озерное происхождение, т. е. образовалось путем зарастания озера.

Закономерная смена видов торфа, а также характер спорово-пыльцевых диаграмм позволяют относить начало образования болота ко времени раннего голоцена (конец бореального периода). За весь период развития торфяника растительность центральной части Ульяновского Предволжья была представлена сосновыми лесами зеленомошниками. Незначительную роль играли береза и широколиственные породы. Эти факты, а также малое количество пыльцы ксерофитов, обнаруженное в травяном покрове, позволяют достаточно обоснованно возразить против утверждения, что в раннем голоцене на данной территории существовали обширные степные участки (Спрыгин, 1931). Значительных климатических изменений, которые могли бы привести к крупным перемещениям растительных зон, не происходило.

Исходя из характеристики современной растительности болотных массивов Ульяновского Предволжья, можно сделать следующие выводы.

1. Условия для образования болот на данной территории мало благоприятны, поэтому заторфованность составляет лишь 0.25%.

2. Болота образуются на месте бывших водоемов или вследствие суходольного заболачивания.

3. На территории Ульяновского Предволжья имеет место два способа заболачивания водоемов: а) нарастание сплавины, б) донное зарастание водоемов.

4. Для пойменных болот характерны тростниковые, осоковые, камышовые ассоциации.

5. Для зарастающих водораздельных болот характерны тростниковая и сероватовейниковые ассоциации, а для болот, образовавшихся в результате сплавинного нарастания, — сфагновые.

Для лесных суходольных болот обычны сфагновые и пушицево-вейниковые ассоциации.

6. Растительность многих болот сильно нарушена из-за проводимых там торфоразработок, сенокошения, выпаса скота, поэтому здесь сформировался ряд вторичных ассоциаций: пушицевая, вейниковая, тростниковая и др.

7. Несмотря на относительно небольшое распространение, несомненна большая научная ценность болот Ульяновского Предволжья.

Во-первых, только здесь встречаются редкие для области растительные группировки бореального характера: осоково-клюквенно-сфагновая, тростниково-сфагновая, тростниково-осоково-сфагновая и ряд других ассоциаций.

Во-вторых, на болотах произрастают редкие для Ульяновской области виды растений: росянка английская, росянка круглолистная, росянка обратнояйцевидная, шейхцерия болотная, клюква четырехлепестная, гаммарбия болотная.

В-третьих, многие болота, имеющие более или менее мощный слой торфа, могут быть использованы для реконструкции физико-географических условий прошлого.

Исходя из всего вышесказанного, очевидна целесообразность охраны болот. В связи с этим наиболее ценные из них, расположенные вокруг озер Кряж, Светлое, Поганое, торфяник «Брехово», нанесены на карту Ульяновской обл. «Территории, не подлежащие промышленному освоению до 2000 года». Все эти болота войдут в список охраняемых болот, составляемый в рамках международной программы «Телма». Часть из перечисленных выше болотных массивов объявлена заказниками.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В. (1950). Лесная растительность южноульяновского водораздела в связи с ее водоохранной ролью. Уч. зап. Ульяновск. гос. пед. инст., 3. — Благовещенский В. В. (1971). Лесная растительность центральной

части Приволжской возвышенности. Автореф. докт. дис. Пермь. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1949). Образование сплавин. В кн.: Тр. юбил. сессии, посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Докучаева. М.—Л. — Глебов Ф. З., Л. С. Толейко, Э. В. Стариков, В. А. Жидовленко. (1974). Палинологическая характеристика и датировка по C^{14} торфяника в Александровском районе Томской области (среднетаежная подзона). В кн.: Типы болот СССР и принципы их классификации. Л. — Диксон Б. И., Б. А. Келлер. (1921). Белое озеро и его окрестности. Лимнологические и ботанические исследования. В кн.: Работы Волжской биологической станции, 5, 4—5. Саратов. — Кац Н. Я. (1971). Болота земного шара. — Метельцева Е. П. (1968). Палеоботаническое изучение аллювиальных отложений Ростовской низины. В кн.: История растительности центральных областей европейской части СССР в антропогене. М. — Нейштадт М. И. (1952). О позднечетвертичной (послевалдайской или голоценовой) эпохе в СССР и Европе. Материалы по четвертичному периоду в СССР, 3. — Пьявченко Н. И. (1950). Итоги изучения торфяников и истории ландшафтов Среднего Поволжья. В кн.: Тр. конф. по спорово-пыльцевому анализу, 1948. М. — Пьявченко Н. И. (1958). Торфяники русской лесостепи. — Семенова-Тянь-Шанская А. М. (1957). Материалы к распространению сосновых лесов Приволжья. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 2. — Сладков А. Н. (1967). Введение в спорово-пыльцевой анализ. — Спрыгин Н. И. (1931). Растительный покров Средневолжского края. — Сукачев В. Н. (1951). К истории растительного покрова европейского лесостепья. — Чигуряева А. А. (1941). Ивановские торфяники. Уч. зап. Саратовск. гос. унив., 15, 7. — Чигуряева А. А., К. В. Воронина. (1970). К истории развития болота «Моховое». В кн.: Почвы и растительность Юго-востока. Саратов.

Ульяновский государственный педагогический институт.

Получено 24 VII 1977.

УДК 577.95+581.4 : 634.0.232.4+581.526.53 (477.75)

В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская

О СОПРЯЖЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ ПРЕДГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ КРЫМА

V. N. GOLUBEV, V. G. KOBECHINSKAYA. ON THE CONNECTING BETWEEN SOME PLANTS BIOMORPHOLOGICAL SINGS IN THE CRIMEAN FOOTHILLS AND FOREST STEPPE

Исследована сопряженность 124 элементарных биоморфологических признаков, определенных у 44 видов степных и лесных сообществ предгорного Крыма. Вычислены коэффициенты Юла, Коула, Пирсона, существенность связи оценивалась по $\varkappa^2$. Установлена достоверная сопряженность между типами структур побегов, корневых систем и цикличностью развития; длительностью вегетации и глубиной корневой системы; способом перезимовки и числом генераций листьев, структурой побегов и др. Наибольшую положительную связь между парой признаков показывает коэффициент Юла, наименьшую — коэффициент Пирсона. Исследование сопряженности эколого-биологических признаков растений создает предпосылки к интегральному пониманию экобиоморф.

В аналитическом изучении экобиоморф выявлено большое число приспособительных признаков. Задачей дальнейших исследований является синтетическое познание экобиоморф на основе оценки взаимосвязи различных признаков. Опубликованные работы в этом направлении малочисленны. Как правило, рассматриваются сопряженности лишь немногих признаков, оцениваемые по частоте встречаемости без использования статистико-математических критериев. Последние привлекаются в единичных работах (Утехин, 1969; Журавлева, 1971; Журавлева, Горшкова, 1971).

В наших исследованиях экобиоморф (Голубев, 1968, 1972) по мере накопления аналитического материала предусмотрено определение корреляционных связей между признаками. Индивидуализация биоморфологических признаков, альтернативное их отображение у видов, запись на пер-

фокартах обеспечивают возможность расчета различных коэффициентов сопряженности на основе таблицы 2×2.

В качестве исходного послужил материал по биоморфологии видов степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма (в окрестностях Симферополя), собранный в 1972—1975 гг. и в значительной мере опубликованный (Голубев, Кобечинская, 1975, 1976а, б, в). Степные сообщества относятся к типу луговых степей. Выделяются типичный и петрофитный варианты, а также растительность известняковых обнажений, близкая к петрофитной луговой степи. В составе типичной луговой степи большую роль (по встречаемости, весовому обилию) играют *Festuca rupicola*,[1] *Bromopsis riparia*, *Scabiosa ucrainica*, *Poterium polygamum*, *Botriochloa ischaemum*, *Teucrium polium* и др. Многочисленны виды разнотравья. Общее число видов равно 215. Петрофитная луговая степь характеризуется значительным участием в ее сложении различных полукустарничков. Основу структуры составляют *Asphodeline taurica*, *Festuca rupicola*, *Satureja taurica*, *Teucrium polium*, *Helianthemum stevenii*, *Thymus callieri*, *Euphorbia stepposa*. Общее число видов достигает 230. В растительности известняковых обнажений определяющее фитоценотическое значение имеют *Salvia scabiosifolia*, *Galium verum*, *Jurinea stoechadifolia*, *Anthericum ramosum*, *Festuca rupicola*, *Teucrium polium*, *Botriochloa ischaemum*, *Stipa lithophila* и др. В ее составе изучено 260 видов. Обследована также эфемерово-ковыльная степь, представляющая переход к саванноидному типу растительности. Доминирующая роль в ней принадлежит *Xeranthemum annuum*, *Stipa capillata*, *Helianthemum salicifolium*, *Festuca rupicola*. В качестве лесного типа изучен дубовый шибляк из *Quercus pubescens*. Кроме дуба, в первом ярусе встречаются *Acer campestre*, *Carpinus orientalis*, *Quercus petraea*, *Pyrus communis*, единично — *Fraxinus excelsior*, *Sorbus torminalis*. В кустарниковом ярусе господствует *Cornus mas*, к которому примешиваются *Cotinus coggygria*, *Swida australis*, *Ligustrum vulgare* и др. По опушкам развиты заросли *Prunus stepposa*. В травяном ярусе преобладают *Mercurialis perennis*, *Lamium maculatum*, *Polygonatum odoratum*, *P. latifolium*, *Viola alba*, *Lapsana intermedia* и др. Хорошо выражена синузия весенних геоэфемероидов: *Scilla bifolia*, *S. sibirica*, *Corydalis paczoskii*, *Ficaria calthifolia*, *Dentaria quinquefolia* и др.

Число видов в исследованном шибляке равно 216. Более подробное фитоценотическое и эколого-эдафическое описание растительности сделано ранее (Голубев, Кобечинская, 1975). Всего в перечисленных степных и лесных сообществах изучено 444 вида, составивших статистическую выборку. У этих растений проанализировано 124 элементарных биоморфологических признака.

Критериями сопряженности признаков выбраны коэффициенты Юла (Q), Коула (C), Пирсона (r), сведения о которых приводятся в ряде работ (Василевич, 1969; Миркин, Денисова, 1969; Миркин и др., 1970; Денисова, Миркин, 1972). Коэффициент Q не имеет расчетной формулы своей ошибки. Тестом значимости для C и r служил критерий Стьюдента (t). Однако в целях экономии места здесь приводятся лишь положительные[2] существенные (по крайней мере для $P_{0.95}$) связи Q, C и r, оцениваемые по χ^2-критерию (см. таблицу). Все расчеты проведены на ЭКВМ «Искра-122».

Использованные коэффициенты имеют фиксированные границы варьирования ($-1 \div +1$). Как указывает В. И. Василевич (1969), коэффициент Юла более пригоден для сравнения признаков одного объекта. Для наших целей выявления сопряженности признаков видов он соответствует более других. Но Q несколько завышает положительные связи и занижает отрицательные. Коэффициент Коула уместнее при измерении связи между признаками объектов, имеющих разную встречаемость, а коэффициент Пирсона — при одинаковой встречаемости (Денисова, Миркин, 1972).

[1] Все латинские названия растений приводятся по «Определителю высших растений Крыма» (1972).

[2] Значимые отрицательные связи здесь не рассматриваются.

Значимая положительная сопряженность некоторых биоморфологических признаков растений предгорной лесостепи Крыма (444 вида)

Пара признаков	Параметры			
	Q	C	r	χ^2
Безрозеточные, стержнекорневые	0.25	0.18	0.12	6.28 *
Полурозеточные и розеточные, кистекорневые	0.25	0.08	0.02	6.28
Моноциклические, безрозеточные	0.55	0.35	0.29	23.6
Озимые, безрозеточные	0.33	0.23	0.16	6.61
Ди- и полициклические, полурозеточные	0.80	0.60	0.48	62.4
Глубококорневые, длительновегетирующие	0.76	0.68	0.38	64.0
Мелкорневые, коротковегетирующие	0.92	0.45	0.59	150.6
Летнезеленые, с одной генерацией листьев	0.37	0.13	0.18	14.7
Зимнезеленые, с одной генерацией листьев	0.74	0.26	0.39	67.2
Вечнозеленые, с двумя генерациями листьев	0.62	0.53	0.49	109.8
Летнезеленые, с закрытыми почками	1.0	1.0	1.0	420.0
Зимнезеленые, с открытыми почками	1.0	1.0	0.54	121.7
Вечнозеленые, с открытыми почками	1.0	1.0	1.0	420.0
Летнезеленые, безрозеточные	0.28	0.17	0.14	8.70
Зимнезеленые, полурозеточные	0.23	0.14	0.11	5.24
Растения весеннего цикла цветения, с полностью сформированной генеративной и вегетативной сферами побега в почках возобновления	0.88	0.85	0.38	62.9
Растения летне-осеннего цикла цветения, с частично или полностью сформированной вегетативной сферой побега в почках возобновления	0.88	0.17	0.38	62.9
Растения ранне-средневесеннего цикла цветения, со специализированными генеративными побегами	0.67	0.15	0.25	28.6
Растения поздневесеннего цикла цветения, со слабо- или не полностью специализированными генеративными побегами	0.23	0.13	0.11	5.37
Анемохоры, длительнообсеменяющиеся	0.24	0.11	0.10	3.75
Баллисты, длительнообсеменяющиеся	0.25	0.12	0.12	6.71
Зоохоры, короткообсеменяющиеся	0.89	0.20	0.13	7.08

* Критические значения χ^2 при $k=1$ для $P_{0.95}=3.84$, для $P_{0.99}=6.63$.

В большинстве случаев при положительной связи для одной и той же пары признаков имеем $Q > C > r$, а при отрицательной — $Q < C < r$. Исключения из этого правила редки. Попутно отметим, что значимость коэффициентов C и r по критерию Стьюдента обычно подтверждается и тестом χ^2. Таким образом, каждый из использованных коэффициентов и оценка значимости связи по χ^2 вполне применимы для выявления сопряженности между биоморфологическими признаками растений. При этом наиболее сильную положительную связь показывает Q, наименьшую — r, то же наблюдается в отношении оценки абсолютных значений отрицательных связей.

Как видно из таблицы, установлена достоверная положительная связь между типами структур побегов и корневых систем. Стержнекорневые растения чаще бывают безрозеточными (*Althaea cannabina*, *Alyssum obtusifolium*, *Asperula caespitans*, *A. vestita*, *Astragalus glycyphyllos*, *A. tauricus*, *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, *Crupina vulgaris*, *Doricnium intermedium*, *Galium verum*, *Helianthemum stevenii*, *Medicago romanica*, *Paronychia cephalotes*, *Reseda lutea* и др.), кистекорневые — полурозеточными и розеточными (*Ajuga genevensis*, *A. laxmannii*, *Allium pulchellum*, *A. rotundum*, *Anthericum ramosum*, *Asphodeline taurica*, *Bromus japonicus*, *Carex humilis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Ficaria calthifolia*, *Inula oculus-christi*, *Iris pumila*, *Lapsana intermedia*, *Pyrethrum corymbosum* и др.). Эта сопряженность отражает эволюционно-морфологическую взаимосвязь данных признаков. Первичному, более древнему безрозеточному типу побеговой системы соответствует и более примитивная стержнекорневая система

(Голубев, 1962, 1965). Видам кистекорневого ряда, достигшим более высокого развития в прогрессивной эволюции корневой системы, свойственна и более продвинутая полурозеточная и розеточная структура побегов.

Наши количественные расчеты подтвердили тесную положительную сопряженность между безрозеточной структурой побегов и моноциклическим их развитием, уже обоснованную биологически (Серебряков, 1952; Голубев, 1965). Примерами безрозеточных моноциклических растений являются *Acer campestre*, *Adonis vernalis*, *Althaea cannabina*, *Cephalanthera rubra*, *Chaerophyllum temulum*, *Convolvulus cantabrica*, *Coronilla coronata*, *Epipactis helleborine*, *Inula aspera*, *Linosyris villosa*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Melilotus albus*, *Odontites serotina*, *Orobus niger* и др. Положительная значимая связь отмечается между безрозеточной структурой побегов и их озимостью (*Adonis flammea*, *Aegilops cylindrica*, *Agropyron ponticum*, *Ajuga chia*, *Chorispora tenella*, *Coronilla varia*, *Delphinium paniculatum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Helianthemum grandiflorum*, *Scandix pontica*, *Teucrium chamaedrys*, *Vicia cordata* и др.), полурозеточной структурой и ди- и полицикличностью (*Achillea setacea*, *Ajuga orientalis*, *Bromopsis cappadocica*, *Carduus acanthoides*, *Centaurea iberica*, *Dactylis glomerata*, *Laser trilobum*, *Potentilla astrachanica*, *Ranunculus polyanthemos* и др.). Она хорошо объяснима биологически. У полурозеточных растений монокарпические побеги прежде чем перейти к цветению проходят фазу розетки. В этом состоянии они могут пребывать года 2—3 и более. Такой тип развития является полициклическим. Безрозеточные растения, обладающие удлиненными побегами, более приспособлены к развитию по моноциклическому или озимому типам.

Сопоставление цикличности развития побегов поликарпических растений со степенью сформированности побегов будущего года в почках возобновления указывает в целом на отсутствие закономерной связи между отмеченными признаками и на независимое их варьирование. Эти данные представляют интерес в связи с выявлением А. А. Горшковой (1963) у растений степей Забайкалья с моноциклическими побегами слабой дифференциации зачаточного побега в почках возобновления и более сжатого цикла сезонного развития. В лесостепи предгорного Крыма обнаружено большое число видов-моноцикликов, у которых к осени в почках возобновления побег будущего года сформирован полностью, включая вегетативную и генеративную сферы ($Q=0.28$, $C=0.16$, $r=0.18$, $\chi^2=8.5$): *Acer campestre*, *Adonis vernalis*, *Ajuga laxmannii*, *Amygdalus nana*, *Convallaria majalis*, *Corydalis paczoskii*, *Crocus tauricus*, *Cytisus ruthenicus*, *Dentaria quinquefolia*, *Dictamnus gymnostylis*, *Euphorbia semivillosa*, *Ficaria calthifolia*, *Galanthus plicatus*, *Lathyrus rotundifolius*, *Mercurialis perennis*, *Paeonia tenuifolia*, *Polygonatum latifolium*, *Quercus pubescens*, *Scilla bifolia*, *S. sibirica*, *Scutellaria altissima*, *Sorbus torminalis*, *Thesium ramosum*, *Ulmus carpinifolia*, *Vinca herbacea*, *Viola alba*, *V. ambigua* и др. Из приведенных примеров видно, что в большинстве это виды дубового шибляка, травянистые и древесные; собственно степных и лугово-степных видов немного. Отсюда с очевидностью выявляется влияние эколого-фитоценотического диапазона выборки на характер связи между экобиоморфными признаками. Во избежание ошибочных заключений в сравнительно-географическом анализе сопряженности признаков необходимо оперировать экологически более или менее однородными массивами видов.

Установлена значимая связь между длительностью вегетации и глубиной корневой системы. Среди глубоко- и среднекорневых преобладают длительновегетирующие (*Achillea setacea*, *Anthemis dubia*, *Cichorium intybus*, *Dianthus capitatus*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Ferulago taurica*, *Gypsophila glomerata*, *Lamyra echinocephala*, *Marrubium peregrinum*, *Nonnea pulla*, *Onosma tauricum*, *Peucedanum tauricum*, *Pimpinella lithophila* и др.), а среди мелкокорневых — средне- и коротковегетирующие (*Aegilops ovata*, *Allium rotundum*, *Alyssum desertorum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Gagea taurica*, *Scabiosa micrantha*, *Veronica hederifolia*, *Vicia cordata* и др.). Это

соотношение биоэкологически вполне оправдано. Именно мелкокорневые в первую очередь реагируют на недостаток влаги в поверхностном слое почвы в летний сезон, что ведет к сокращению периода вегетации. Глубококорневые растения и в сухие годы лучше переносят дефицит влаги в гумусовом горизонте, продолжая развиваться в течение всего теплого времени года, поэтому закономерно полное отсутствие глубококорневых коротковегетирующих растений.

Представляется интересной оценка характера сопряженности между способом перезимовки и числом генераций листьев и побегов. Положительная значимая корреляция наблюдается между летне- и зимнезеленостью и одной генерацией листьев (*Agrimonia eupatoria*, *Alliaria petiolata*, *Althaea cannabina*, *Androsace elongata*, *Cephalanthera rubra*, *Chaerophyllum bulbosum*, *Paeonia tenuifolia*, *Phlomis pungens* и др.), вечнозеленостью — с двумя и более генерациями (*Agropyron ponticum*, *Cerinthe minor*, *Euphorbia amygdaloides*, *Festuca rupicola*, *Geum urbanum*, *Helichrysum arenarium*, *Onobrychis gracilis*, *Plantago lanceolata*, *Sideritis taurica*, *Stachys cretica*, *Verbascum thapsiforme* и др.).

В тех случаях, когда функционирование органа зависит от функционирования другого (или других), имеется органичная морфофизиологическая цепь координаций (Северцов, 1939). Именно к таким координационным цепям (Тахтаджян, 1966) и относятся признаки: способ перезимовки и тип почек возобновления. Летнезеленые растения имеют только закрытые почки (*Althaea cannabina*, *Amygdalus nana*, *Centaurea sterilis*, *Clematis vitalba*, *Dictamnus gymnostylis*, *Echinops sphaerocephalus*, *Epipactis helleborine*, *Galium articulatum*, *Nonnea pulla*, *Polygonatum odoratum*, *Rumex tuberosus* и др.), зимне- и вечнозеленые — открытые (*Achillea setacea*, *Ajuga orientalis*, *Betonica fusca*. *Bupleurum exaltatum*, *Chondrilla juncea*, *Crepis rhoeadifolia*, *Elytrigia trichophora*, *Fragaria viridis*, *Inula conyza*, *Lagoseris sancta*, *Ononis pusilla* и др.). Эти соотношения подтверждаются абсолютной положительной сопряженностью ($Q=1.0$, $C=1.0$).

Между способом перезимовки и структурой побегов выявлены следующие связи: летнезеленые характеризуются преимущественно безрозеточными побегами (*Adonis vernalis*, *Aristolochia clematitis*, *Asparagus polyphyllus*, *Aster amelloides*, *Euphorbia agraria*, *Inula ensifolia*, *Lathyrus rotundifolius*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Thalictrum minus*, *Veronica teucrium* и др.), зимнезеленые — полурозеточными (*Allium pulchellum*, *Androsace turczaninovii*, *Anthyllis taurica*, *Berteroa incana*, *Bifora radians*, *Bromus mollis*, *Erysimum cuspidatum*, *Gagea callieri*, *Haynaldia villosa*, *Silene conica*, *Xeranthemum annuum* и др.). Сопряженности признаков показывают направления параллельного развития структур, обеспечивающие наибольшую приспособленность растений в данных условиях среды. У летнезеленых максимальная ассимилирующая поверхность достигается формированием безрозеточных олиственных побегов, а полурозеточный и розеточный типы побегов приспособлены к перезимовке — у зимнезеленых видов. У вечнозеленых сопряженность названных признаков низкая и можно считать их варьирование независимым.

Тесную связь сроков зацветания видов со степенью сформированности побегов будущего года в почках возобновления, найденную И. Г. Серебряковым (1949, 1952), подтверждают и данные статистического анализа. Для растений, зацветающих весной, отмечена высокая положительная сопряженность с признаком полной сформированности генеративной и вегетативной сфер побега в почках возобновления (см. таблицу). К таким растениям относятся *Adonis vernalis*, *Ajuga chia*, *A. genevensis*, *A. laxmannii*, *A. orientalis*, *Alyssum obtusifolium*, *Amygdalus nana*, *Arum elongatum*, *Asphodeline taurica*, *Astragalus tauricus*, *Carex humilis*, *C. michelii*, *C. nitida*, *Carpinus orientalis*, *Convallaria majalis*, *Corydalis paczoskii*, *Euphorbia amygdaloides*, *E. semivillosa*, *Gagea transversalis*, *Polygala major* и др. Соответственно констатируется существенная отрицательная сопряженность между началом весеннего зацветания видов и отсутствием в почках перезимовки сформированной с осени генеративной сферы.

Изучение влияния степени специализации годичного цветоносного побега на сроки зацветания растений, обоснованного Серебряковым (1949, 1950), позволило установить, что высокая положительная сопряженность проявляется между ранне-средневесенним циклом цветения и специализированными побегами (*Androsace elongata*, *A. turczaninovii*, *Crocus tauricus*, *Erophila praecox*, *Galanthus plicatus*, *Pulsatilla taurica* и др.). У поздневесенних растений более частыми становятся слабо- и не полностью специализированные генеративные побеги (*Crataegus microphylla*, *Euonymus latifolia*, *Fragaria viridis*, *Melandrium album*, *Poa bulbosa*, *Quercus pubescens*, *Rhamnus cathartica*, *Salvia austriaca* и др.). У раннелетних и среднелетне-осенних видов наблюдается уже независимое варьирование сроков цветения и степени специализации годичных цветоносных побегов.

Исследованием сопряженности способов распространения плодов и семян с продолжительностью диссеминации было установлено, что у автохоров она не проявляется. Баллисты характеризуются длительным обсеменением (*Alcea taurica*, *Allium saxatile*, *Althaea cannabina*, *Anthemis austriaca*, *Bupleurum marschallianum*, *Centaurea sterilis*, *Clinopodium vulgare*, *Inula aspera*, *Marrubium peregrinum*, *Peucedanum tauricum*, *Scrophularia canina* и др.). О связи гидрохории с типом диссеминации трудно судить из-за слишком малой численности видов. Среди зоохоров преобладают короткообсеменяющиеся (*Ajuga laxmannii*, *Amygdalus nana*, *Arum elongatum*, *Caucalis lappula*, *Hedera taurica*, *Orlaya kochii*, *Quercus pubescens* и др.).

Выборочный анализ сопряженности биоморфологических признаков растений лесостепи предгорного Крыма показал его перспективность. Чем лучше мы будем знать взаимосвязи различных признаков, тем эффективнее будет продвигаться вперед синтетическое изучение приспособительной структуры растений, их экобиоморф. Выполненная работа представляется лишь первым шагом в указанном направлении. Необходим статистический анализ сопряженности каждого выделенного признака со всеми остальными. Полученная таким образом матрица оценок сопряженностей может быть исследована методом корреляционных плеяд (по Терентьеву, 1959), которые следует поставить в соответствие определенным экобиоморфам. Как уже сказано ранее, большое значение для исследования имеет специфика эколого-фитоценотического диапазона выборки видов, устанавливаемая на основании заданных принципов.

В заключение надо подчеркнуть, что выполненное нами исследование и перспективы дальнейшего развития этих работ, изложенные выше, возможны лишь на основе применения принципов и положений линейной системы жизненных форм (Голубев, 1972). Данной программой предусматривается выявление элементарных признаков как биоморфологического, так и эколого-физиологического характера у видов, входящих в состав определенных таксонов растительности (начиная с ассоциации и выше), а также конкретных флор или флористических комплексов разного значения. Более или менее крупные массивы видов, для которых определены и индивидуализированы многие существенные морфофизиологические признаки, позволяют статистически достоверно оценивать связи между ними и, таким образом, выявлять интегральные приспособительные типы растений. Эти данные представляют большой интерес для познания экологических закономерностей развития растительности, флор и флороценотипов, а также для установления эволюционных путей формирования экобиоморф.

ЛИТЕРАТУРА

В а с и л е в и ч В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. — Г о л у б е в В. Н. (1962). Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедн., 6. — Г о л у б е в В. Н. (1965). Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. — Г о л у б е в В. Н. (1968). Об изучении жизненных форм растений для

целей фитоценологии. Бот. ж., 53, 8. — Голубев В. Н. (1972). Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосемянных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 6. — Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская. (1975). О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма. Бот. ж., 60, 8. — Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская. (1976а). Биоморфологическое изучение растений степных и лесных сообществ крымских предгорий. Укр. бот. ж., 33, 3. — Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская. (1976б). Комплексная эколого-биологическая классификация монокарпиков степных и лесных сообществ предгорной лесостепи Крыма. Экология, 6. — Голубев В. Н., В. Г. Кобечинская. (1976в). О цикличности развития побегов растений степных и лесных фитоценозов Предгорного Крыма. Биол. науки, 12. — Горшкова А. А. (1963). О связи продолжительности вегетации со структурой у многолетних степных растений Забайкалья. Бот. ж., 48, 7. — Денисова А. В., Б. М. Миркин. (1972). Об альтернативных показателях связи, используемых при анализе биологических явлений. Биол. науки, 3. — Журавлева Н. А. (1971). Связь степени сформированности почек возобновления с химизмом степных растений в условиях Забайкалья. В кн.: Эколого-биологические особенности и продуктивность лугопастбищных растений Забайкалья. Улан-Удэ. — Журавлева Н. А., А. А. Горшкова. (1971). Реакция отдельных компонентов степных сообществ Забайкалья на различные условия увлажнения. В кн.: Количественные методы анализа растительности, II. Рига. — Миркин Б. М., А. В. Денисова. (1969). Опыт изучения сопряженности между видами луговых ценозов с использованием коэффициента Коула. Бюлл. МОИП, отд. биол., 74, 5. — Миркин Б. М., А. В. Денисова, В. В. Гаврилова. (1970). Возможности экологической, фитоценотической и биологической интерпретации межвидовых сопряженностей. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 2. — Северцов А. Н. (1939). Морфологические закономерности эволюции. — Серебряков И. Г. (1949). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 54, 2. — Серебряков И. Г. (1950). Структура и ритм в жизни цветковых растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 55, 2. — Серебряков И. Г. (1952). Морфология вегетативных органов высших растений. — Тахтаджян А. Л. (1966). Систематика и филогения цветковых растений. — Терентьев П. В. (1959). Метод корреляционных плеяд. Вестн. ЛГУ, сер. биол. 9. — Утехин В. Д. (1969). Изучение структуры фитоценоза путем анализа корреляции между эколого-морфологическими и ценотическими свойствами видов. В кн.: Количественные методы анализа растительности. Тарту.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 16 VII 1976.

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 58 (485)

Е. Г. Бобров

О РАБОТАХ ЛИННЕЯ И О ЛИННЕЕ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В СОВЕТСКОМ СОЮЗЕ (К 200-летию со дня смерти К. Линнея)

E. G. BOBROV. ON THE WORKS BY AND ON LINNAEUS PUBLISHED IN THE SOVIET UNION (FOR THE 200-TH ANNIVERSARY OF K. LINNAEUS'S DEATH)

Работы Линнея, изданные в России разделены на группы: 1) оригинальные сочинения, первоначально напечатанные в Петербурге, 2) перевод на русский язык статей и речей Линнея, 3) перевод и издание некоторых диссертаций, 4) переводы и пересказы сочинений Линнея как учебных руководств. В заключение перечислены основные публикации на русском языке о самом Линнее.

Сведения о работах Линнея, опубликованных в России, представлены в библиографиях неполно и не совсем верно. Это относится в равной степени и к монументальной библиографии работ Линнея, изданной в 1933 г. Британским музеем, и к недавним библиографическим заметкам, напечатанным в СССР в связи с линнеевским юбилеем 1957 г. Сказанное заставило нас провести пересмотр этих библиографий и сделать дополнительные разыскания.

Установление связей Линнея с петербургскими учеными, членами Академии наук, относится к 1736 г., т. е. еще к голландскому периоду его деятельности. На протяжении многих лет переписка Линнея с учеными Петербурга была вызвана главным образом его интересом к сибирским коллекциям, поступавшим в академические музеи. Отношения Линнея с учеными Петербурга стали более тесными с 1754 г., после избрания его почетным членом Академии наук.

Обращаясь к печатанью работ Линнея в России, следует сказать, что публикация двух первых из них была связана с его чисто деловыми отношениями с Петербургской Академией. Об этих работах будет сказано далее подробнее. Первые переводы речей и статей Линнея появились в русских научных журналах еще при жизни Линнея. Интерес к переводу или пересказу работ Линнея в России не затухал на протяжении всего XIX века; он вновь возник и в наше время.

Работы Линнея, изданные в России, делятся на следующие группы: 1) оригинальные работы, первоначально напечатанные в Петербурге, 2) переводы на русский язык статей и речей Линнея, 3) переводы и издания на русском языке некоторых диссертаций, 4) переводы и пересказы сочинений Линнея как учебных руководств.

«Nitraria, planta obscura explicata a Carolo Linnaeo. — Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae, t. 7, 1758—59 (1761), p. p. 315—320, tab. X».

В 1758 г., в связи с подготовкой к печати десятого издания «Системы природы» Линней прислал в Петербургскую Академию наук для печати статью «Загадочное растение селитрянка разъяснено». Эта статья была помещена в т. 7 «Новых комментариев» за 1758—1759 гг., вышедшем в 1761 г. В статье речь шла о селитрянке — виде рода *Nitraria* — действительно загадочном растении, отмеченном в русской литературе Амма-

ном и Гмелином, но все еще малоизученном. Это интереснейшее растение было впервые встречено медиком царя Петра I Готлибом Шобером в его путешествии в 1717—1720 гг. в полупустынях северного побережья Каспийского моря. Шобер, назвавший растение *Nitraria*, собрал его плоды, которые и были разосланы в медицинские сады России. Позднее эти растения попали в г. Упсалу к Линнею, и он приложил немало усилий к их выращиванию. Он пытался культивировать растения и в теплицах, и на открытом воздухе, и на различных грунтах, но они не цвели, почему и не могли быть точно определены. Линней в статье об этом растении сообщил, что его бесплодные опыты продолжались 12 лет, до тех пор, пока он не узнал из литературы, что селитрянка растет на засоленных почвах и не подсолил почву поваренной солью. Только после этого растение зацвело и могло быть определено.

Предложив для нитрарии видовой эпитет «*schoberi*», Линней сохранил в науке имя Готлиба Шобера, одного из первых исследователей русской флоры. Селитрянка Шобера *Nitraria schoberi* стала типовым видом рода *Nitraria*, одного из родов сем. *Zygophyllaceae*, столь характерного для флоры пустынь Восточного полушария.

Со времени опубликования статьи Линнея прошло более двухсот лет, и тем не менее еще нельзя решительно утверждать, что «загадочное растение *Nitraria*» разъяснено. Автор данной статьи трижды обращался к систематике этого рода. В последней работе (Бобров, 1965) нитрария исследовалась в связи с вопросом о происхождении флоры пустынь Старого Света. Здесь уместно отметить чрезвычайно интересный факт. Из десяти видов рода к типовому ряду *Schoberianae* относятся четыре, которые следует рассматривать как генетически ближайшие. Распространение этих видов обращает на себя внимание: *N. schoberi* населяет равнинные пустыни советской Средней Азии и некоторых прилежащих территорий; *N. komarovii* — очень молодой вид, связанный с побережьями южной части Каспийского моря; *N. billardieri* распространен в пустынях юго-западной Австралии; *N. senegalensis* является одним из элементов флоры Западной Африки.

В связи с таким распространением ближайших видов (юго-западная Австралия, Западная Африка и Средняя Азия) естественно возникает вопрос об общих элементах во флоре пустынь Старого Света и, может быть, даже об единой, или относительно единой, ксерофитной флоре Старого Света, в верхнемеловое время, т. е. еще в начале века покрытосемянных (*Angiospermae*).

Таким образом, *Nitraria schoberi* еще остается «загадочным» растением. Вид этот можно рассматривать как «эмблему» флоры равнинных пустынь Средней Азии.

«Caroli Linnaei. Disquisitio de quaestione ab Academia Imperiali Scientiarum Petrop. in annum 1759 pro praemio proposita: Sexum plantarum. . . Petropoli, 1760, p. p. 30.»

Петербургская Академия наук объявила в 1759 г. конкурс на тему: «Новыми доказательствами и экспериментами по полу у растений утвердить или опровергнуть, могут ли растения, также как и животные, разделяться на мужские и женские, предложив наперед историческое и физическое описание всех частей растений, которые к плодоношению и совершенству семени и плода за способные признаются». Победителю конкурса предназначалась премия в сто червонцев.

На конкурс, который проводился в 1760 г., поступило три работы, две из которых были сразу же отвергнуты как совершенно несостоятельные. Авторство третьей работы — «De sexu plantarum. . .» — ни в ком не вызывало сомнений, так как рукопись была представлена под известным девизом Линнея — «Famam extendere factis» (Делами увеличивать славу). Общеизвестность девиза нарушала условие конкурса, и тем не менее было принято решение присудить премию Линнею. Основанием для этого послужил отзыв молодого адъюнкта Академии Иозефа Готлиба Кёльрейтера (1733—1806), указавшего на то, что хотя теория, изложенная

в работе, скорее остроумна, чем правильна, и что сообщаемые в ней сведения о гибридах сомнительны, но она лучше отвергнутых и ее можно считать достойной премии.

Следует сказать, что изучением растительных гибридов в связи с общей теорией пола у растений, Кёльрейтер занимался в Петербургской Академии уже 4 года. Именно в 1760 г. он закончил работу, названную: «Предварительное сообщение о некоторых опытах и наблюдениях, относящихся к полу у растений», опубликованную в 1761 г. в Лейпциге (Kölreuter, 1761). За этой публикацией позднее появились «Продолжения», а также другие работы, частью опубликованные в изданиях Петербургской Академии.[1]

Работа Линнея «О поле у растений. . .» была в 1761 г. превосходно издана в Петербурге, причем академик Миллер, посылая в Упсалу экземпляры книги, писал автору: «Твоя книга напечатана на самой лучшей бумаге; никто еще не держал ее в руках, так как я послал тебе самые первые экземпляры. Академия решила, что я должен оставить мою обычную небрежность и позаботиться, чтобы для печатанья сочинения, достойного золота и мрамора, не дали простую бумагу».

Через 35 лет, в 1795 г., вышел перевод этой книги на русский язык.

В эти годы и раньше были изданы и другие работы Линнея.

«Описание бурной птицы, сочиненное Шведским Архиатером и Профессором Карлом Линнеем. Из сочинений Шведской Академии Наук на 1745 год. — Сочинения и переводы к пользе и увеселению служащие. Спб. при Имп. Академии Наук, 1761, май: 577—580.»

Это перевод небольшой статьи Линнея: «Storm-väders-fogeln. Beskrifven af Carl Linnaeus. — Kungliga Svenska Vetenskaps-Akademien. Handlingar, a. c. 1745, vol. 6 : 93—96.»

«Речь о достопамятствах в насекомых, читанная в Шведской Академии Наук господином Архиатером Линнеем. Из книги его — Amoenitates Acad. vol. II: 388. — Сочинения и переводы к пользе и увеселению служащие. Спб. при Имп. Академии Наук, 1762, июнь: 67—96.»

Русский перевод был сделан с латинского текста речи, напечатанной в 1751 г. в серии Amoenitates Academicae. Оригинал речи относится к 1739 г. и представляет собой знаменитое президентское выступление Линнея в собрании Королевской Шведской Академии наук 3 октября 1739 г. В оригинальной публикации речь обозначена так: «Carl Linnaei. . . Tal om märkwärdighter uti insecterna hållit för Wettenskaps Academien. . . da Första Praesidentskapet aflades 1739 d. 3 October. — Kungliga Svenska Wetenskaps-Akademien. 1739».

«Карла Линнея. . . Наставления путешествующему с латинского на российский язык перевел Василий Рубан. Спб. типография Сухопутного кадетского корпуса, 1771 : 1—14».

Перевод посвящен «Его сиятельству князю Ивану Петровичу Тюфякину, путешествующему в чужих краях под именем россиянина Бокова». Издание «Наставления путешествующему» было, вероятно, в некоторой степени связано с работами знаменитых физических экспедиций Акаде-

---

[1] В 1760 г. Кёльрейтер получил в Ботаническом саду Академии наук гибрид между видами табака — *Nicotiana paniculata* и *N. rustica*. Эти гибриды были морфологически промежуточными между родительскими видами и при этом вполне стерильными. Опыты Кёльрейтера были поставлены настолько широко, что уже в указанных публикациях он утверждал необходимость участия в опылении насекомых, наличия перекрестного опыления, явления дихогамии (разновременное созревание пестиков и тычинок), значение нектара для привлечения насекомых и т. д.

Более того, здесь же он начал опыты, которые привели его к выводу о возможности превращения одного вида в другой. Кёльрейтер сообщил об этом в «Третьем продолжении», вышедшем в 1766 г. в Лейпциге. Об этом ясно сказано в предисловии и в § 24 (Nicotiana rustica in Nicotianam paniculatam penitus transmutata). Здесь речь идет о том, что гибрид табака посредством четырехкратного обратного скрещивания с одним из родительских видов, был превращен в последний. Так впервые была показана возможность поглощения одного вида другим.

Работы Кёльрейтера (Вульф, 1940) были поставлены как серьезный научный эксперимент и, конечно, были много выше умозрительных построений Линнея.

мии наук 1768—1774 гг., интерес к которым был очень велик. Оригинальное издание речи было напечатано в 1741 г. в Упсале: «Caroli Linnaei. . . Oratio, qua peregrinationum intra patriam asseritur necessitas habita Upsaliae. . . MDCCXLI octobr. XVII, quum medicinae professionem regiam et ordinariam susciperet. Upsaliae, 1741 : 1—18».

Этой речью, текст которой неоднократно потом переиздавался, Линней начал профессорскую деятельность в Упсальском университете, продолжавшуюся 35 лет.

«Кароля Линнея розыскание о различном поле произрастений, удостоенное награждения от Имп. Спб. Академии в 1760 г. перев. с латинского П. Лепехина. — Новые ежемесячные сочинения. 1795, части 107—112».

Это перевод работы Линнея, о которой была речь выше.

«Браки растений. Ботанико-физическое рассуждение Линнея, оставшееся до сих пор неизданным. — Отечественные Записки. 1844, 37, отд. 8 : 112—117».

Статья состоит из 27 пронумерованных разделов, которым предпослано краткое предисловие, содержащее изложение обстоятельств, вызвавших ее написание. Имя переводчика не указано. При жизни Линнея статья опубликована не была, и, может быть, сам Линней не придавал ей большого значения. Работа эта, однако, была известна, так как Линней упоминал о ней в автобиографических заметках. Осенью 1729 г. библиотекарь Упсальского университета Георг Валлин выступил с филологической диссертацией «О браках деревьев» — «De Nuptiis Arborum». Линней, как студент, не имел возможности участвовать в диспуте. Он изложил свое мнение о действительных отношениях полов у растений с ботанической точки зрения в рукописи, которую передал доктору Цельзиусу. Эта рукопись была опубликована только через сто лет — в 1828 г. на шведском языке с одновременным переводом на латинский язык последним по времени учеником Линнея И. А. Афцелиусом под названием: «Caroli Linnaei, Exercitatio botanico physica de Nuptiis et Sexu Plantarum. Edidit et Latine vertit M. Johannes Arv. Afzelius. Uppsaliae 1828, p. 50».

«Басня славного Линнея. — Санкт-Петербургский вестник, 1781, февраль: 111—114».

«Басня. — Новые ежемесячные Сочинения. В Санкт-Петербурге иждивением Имп. Академии Наук, 1790, ч. LII, октябрь: 90—94».

Это два разных перевода одного и того же текста, причем при втором переводе указано, что его сделал «с аглинского И. Я.». Ни в том, ни в другом издании нет никаких ссылок на первоисточник. Содержание статьи — несколько нравоучительное описание путешествия на Луну семи греческих мудрецов в течение трех дней. В статье высказан упрек в том, что путешественники не поинтересовались растениями. Очень сомнительна принадлежность этой статьи Линнею.

В русском переводе было опубликовано семь «Диссертаций» учеников Линнея, которые и в XVIII в. рассматривались как работы самого Линнея, почему, вероятно, и привлекли к себе внимание переводчиков и издателей.

Отдельным изданием в 1777 г. в Петербурге вышла книга, содержащая перевод двух диссертаций.

«Карла Линнея разсуждения первое о употреблении коффеа, второе о человекообразных, переведены С. корректором Иваном Тредьяковским. В Санкт-Петербурге печатана при Артиллерийском и Инженерном шляхетном кадетском корпусе иждивением типографии содержателя Х. Ф. Клеена. 1777 : 1—25».

Посвящение: «Его сиятельству князю Александру Алексеевичу Вяземскому».

Рассуждение о человекообразных помещено на стр. 26—47 той же книжечки.

Первое рассуждение есть перевод: «Dissertatio medica in qua Potus Coffeae leviter adumbratur quem. . . sub praesidio. . . Caroli Linnaei. . . publico submittit examini Henricus Sparschuh. . . ad d. decemb. anni MDCCLXI. Upsaliae 1761, p. p. 18».

Вторая диссертация в оригинале названа: «Dissertatio academica in qua Anthropomorpha. . . Praeside Carolo Linnaeo. . . publico examini submittit Christianus E. Hoppius. . . die VI Septembr. anno MDCCLX. Upsalia, 1760, p. p. 26».

Также отдельным изданием вышла в Петербурге еще одна диссертация: «Линней Карл. Водка в руках философа, врача и простолюдина. Сочинение прелюбопытное и для всякого полезное. В Санкт-Петербурге, тип. Богдановича, 1790 : 1—44».

В оригинале эта работа называется: «Dissertatio Diaetetica, in qua Spiritus Frumenti proponitur, quam. . . Praeside Carolo von Linné . . . publico examini. . . sistit Petrus Bergius Wermelandus. . . die XIX decembr. anni MDCCLXIV. Upsaliae 1764, p. p. 20».

«Благоустроение Природы. — Академические известия. При С. Петербургской Имп. Академии Наук. 1779, ч. 1 : 49—90».

Нет ни ссылки на оригинал, ни имени переводчика; замечено, однако, что «Сия статья почерпнута из сочинений К. Линнея». Это перевод диссертации: «Dissertatio academica de Politia Naturae, quam. . . Praeside. . . Carolo Linnaeo. . . publico examini submittit H. Christ Daniel Wilcke. . . die XXIX martii anni MDCCLX. Upsaliae 1760, p. p. 22».

«Естественное любопытство. Переведено с латинского из сочинений Линнея тит. сов. Иваном Исаевым. — Новые Ежемесячные Сочинения. В Санкт-Петербурге иждивением Имп. Академии Наук. 1790. части: LI (с. 62—78), LII (с. 78—89), LIII (с. 57—71)». Это перевод диссертации: «Specimen academicum de Curiositate Naturali, quod. . . sub Praesido». . . Caroli Linnaei. . . publice curiosorum censurae submittit Olaus Söderberg ad diem (XXX) junii 1748. Holmiae, 1748, p. p. 25».

«Диета человека в разных его возрастах. Перевел с латинского из Линнеевых сочинений, собранных под именем Amoenitates Academicae тит. советн. Иваном Исаевым. — Новые Ежемесячные Сочинения. 1790, ч. LIX (с. 13—31)».

Оригинальное название работы: «Dissertatio diaetetica de Diaeta per scalam aetatis humanae, observanda. . . Praeside. . . Carolo von Linne. . . offert D. J. Öhrquist. . . die (XX Decemb.) anni MDCCLXIV. Upsaliae, 1764, p. p. 12».

«Врачебная Пиявица. Переведено с латинского языка из Линнеевых сочинений, называемых Amoenitates Academicae Имп. шляхетского сухопутного кадетского корпуса учителем тит. советником Иваном Исаевым. — Новые Ежемесячные Сочинения в Санкт-Петербурге иждивением Имп. Академии Наук. 1791, ч. VIII : 50—54».

Это перевод диссертации: «Dissertatio medico-hirurgica de Hirudine, quam. . . sub Praesidio. . . Caroli v. Linné. . . exhibet. . . Daniel Weser. . . die (VI) Mayi (Martii) anni MDCCLXIV. Upsalia 1764, pp. 3+15».

Первым в ряду переводов сочинений Линнея, которые можно рассматривать как учебные руководства, следует назвать двухтомник «Система Природы Карла Линнея . . .Царство животных на российском языке издал с примечаниями и дополнениями Александр Севастьянов. . . академик. В Санкт-Петербурге. При Имп. Академии Наук, ч. 1 : XI+ +376, 1804; ч. II : II+377—729, 1805».

Это перевод небольшой части тринадцатого издания «Системы Природы» (1788), который охватывает только млекопитающих. В тексте дополнены описания многих животных, внесены многочисленные примечания. В «Систему» включены также описания новых видов животных, открытых после выхода в свет лейпцигского издания «Systema Naturae». Этот двухтомник, объемом 729 страниц, значительно превышает соответствующий раздел оригинального издания. Книга А. Севастьянова представляла собой учебное руководство по систематике млекопитающих с их повидовым описанием.

В литературе иногда ошибочно указывают на то, что известное сочинение Линнея «Fundamenta Botanica» было переведено на русский язык.

Книга Ивана Двигубского (Начальные основания ботаники. Москва. В типографии Пономарева. 1805 : VIII+240, табл. 1—13) не является переводом указанной книжечки Линнея. В коротеньком предисловии Двигубский сам указывал на то, что он «следовал Вилденову», а «изображения различных растений взяты из Жакеня и некоторые из Вилденова». Едва ли не половину книжки Двигубского занимает терминологический словарь. Следует указать также, что небольшая книга Линнея «Fundamenta Botanica», изданная в одну двенадцатую долю листа, имела всего 37 страниц, тогда как книга Двигубского в семь раз больше по объему и имеет, кроме того, 13 таблиц рисунков.

«Философия ботаники, изъясняющая первые оной основания. Сочинения Карла Линнея, изданная на российском языке Тимофеем Смеловским. В Санкт-Петербурге при Имп. Академии Наук 1800 г., стр. III+ +195+XLI, илл. 11».

Эта книга не является переводом известного руководства — «Caroli Linnaei, Philosophia Botanica. . ., 1751». Она была издана как учебное руководство для студентов-медиков и представляет собой отнюдь не перевод сочинения Линнея, а свободное и краткое его изложение, с пропуском нескольких глав и включением вновь написанных, с исключением большей части примечаний и комментариев. В книгу включены как примеры многие растения, которые можно было показать студентам в Петербурге в Медицинском саду (ныне Ботанический институт АН СССР). Смеловский повторил в своей книге иллюстрации Линнея и дал перевод латинских терминов, чем много сделал для разработки ботанической терминологии на русском языке. В книге довольно подробно изложена система растений Линнея. Для сопоставления книг Линнея и Смеловского следует указать на то, что основной текст у Линнея занимает 362 страницы, а у Смеловского — 195 страниц, причем обе книги напечатаны в одном формате — в одну восьмую долю листа.

Следует сказать также, что в библиографиях работ Линнея иногда упоминают, может быть лишь по созвучию, книгу «Начальные основания Ботанической философии, изданные Главным Правлением училищ для употребления в Гимназиях Российской Империи. В Санкт-Петербурге при Имп. Академии Наук 1809 года: стр. IV+156+16. Проф. С. П.-бургского Педагогического Института надворный советник Теряев». Но и это не перевод Линнея. В предисловии сам автор указывает на то, что общие понятия им «заимствованы из сочинений Жакеня и Жилибера», а в терминологии «соблюден без всякого отступления порядок Линнея». Этот учебник ботаники для гимназий даже с современной точки зрения дает очень широкое представление о растениях.

Интерес к полному переводу «Philosophia Botanica» не угасал, и в 1974 г. Ботанический институт Академии наук СССР обратился с предложением перевести эту книгу на русский язык и опубликовать в серии «Классики науки». Вскоре было выяснено, что перевод этой книги был сделан в Москве еще в 30-х годах и текст его сохранился. В издательстве «Наука» была начата работа с рукописью перевода, причем было выяснено, что его текст нуждается в некоторой правке. Это несколько задержало работу, но мы надеемся, что этот классический труд будет издан.

Число публикаций о Линнее на русском языке в сущности необозримо, а начало им было положено еще полтора века назад. В большинстве это журнальные статьи с биографическими очерками или с обсуждением важнейших работ Линнея о системе природы, о классификации животных и растений, о поле у растений и т. д. Статьи такого характера помещали чаще всего в популярных биологических журналах, в учебно-методических школьных изданиях и в научных журналах.

Работы Линнея изложены на высоком научном уровне в учебных руководствах для студентов высших учебных заведений, а также в исследованиях по истории естествознания. Более или менее обширные статьи

о Линнее помещены во всех энциклопедических словарях, как общих, так и отраслевых.

В XX в., начиная с 1907 г., публикациями отмечались биографические даты Линнея и годовщины выхода в свет его важнейших трудов. Серия публикаций в половине 30-х годов была связана с двухсотой годовщиной выхода в свет первого издания «Systema Naturae». Статьи, посвященные этой работе, были напечатаны в нескольких научных и научно-популярных журналах. В 1953 г. Академия наук СССР издала книжку автора данной статьи, посвященную анализу «Species Plantarum», в связи с 200-летием публикации этого важнейшего сочинения.

Всемирный Совет Мира принял решение отметить 250-летие со дня рождения Линнея как годовщину рождения выдающегося ученого, деятельность которого имела важнейшее значение для науки и общечеловеческой культуры. В 1957 г. эта дата широко отмечалась в СССР. Число статей, опубликованных в мае 1957 г. в массовой печати очень велико. Юбилейные статьи были помещены также в основных научных и научно-популярных журналах. С этой датой было связано и опубликование нескольких книг.

В этом кратком очерке нет необходимости повторять библиографические справки, помещенные в статьях А. А. Щербаковой (1958) и И. И. Назаренко (1958). Наша задача — заполнить некоторые пропуски и исправить несколько традиционных ошибок. Заметим, однако, что у нас нет уверенности в том, что нашими разысканиями исчерпаны все переводы работ Линнея на русский язык.

В заключение уместно дать справку об отдельных русских изданиях, посвященных Линнею, тем более что некоторые из них не вошли в указатель Щербаковой: 1. В. А. Фаусек. К. Линней, его жизнь и научная деятельность. М., «Общественная польза», 1891 : 1—79. — 2. В. Л. Комаров. Жизнь и труды Карла Линнея. Берлин, ГИЗ РСФСР, 1923 : 1—88 (перепечатано — «Избранные сочинения» В. Л. Комарова, т. 1, 1945 : 377—425). — 3. Е. Г. Бобров. Двухсотлетие «Species Plantarum» Карла Линнея (1753—1953). Комаровские чтения, 8. Л., Изд. АН СССР, 1954 : 1—39. — 4. С. С. Станков. Линней, Руссо, Ламарк. М., «Сов. наука», 1955 : 1—139. — 5. Е. Г. Бобров. Линней, его жизнь и труды. Л., Изд. АН СССР, 1957 : 1—217. — 6. Карл Линней. Сборник статей. М., Изд. АН СССР, 1958 : 1—258. (Подготовлен Институтом истории естествознания и техники АН СССР). — 7. Е. Г. Бобров. Карл Линней. Л., «Наука», 1970 : 1—286.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1965). О происхождении флоры пустынь Старого Света в связи с обзором рода *Nitraria* L. Бот. ж., 50, 8. — Вульф Е. В. (1940). Иозеф Кёльрейтер, его жизнь и научные труды. — В кн.: И. Кёльрейтер. Учение о поле и гибридизации растений. Л. — Назаренко И. И. (1958). Первые русские переводы Линнея (к 250-летию со дня рождения Линнея). Бюлл. МОИП, отд. биол., 63, 2. — Щербакова А. А. (1958). Литература о Карле Линнее и его трудах, опубликованная на русском языке. В кн.: Карл Линней. М. A Catalogue of the Works of Linnaeus. . . London, British Museum, 1933 : XI+246+68. — Kölreuter J. G. (1761). Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen bettrefenden Versuchen und Beobachtungen. Leipzig.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 V 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 : 581.524.53 : 581.55 (571.5)

Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья.

Ред. Л. И. Малышев. Изд. «Наука», СО, Новосибирск, 1977, 192 с. 1 р. 25 к.

G. B. GORTINSKIY, B. M. MIRKIN. (A REVIEW). ECOLOGY AND PASTURE DEGRESSION OF THE ZABAICALIE STEPPE-COMMUNITIES. 1977

Рецензируемая монография (авторы А. А. Горшкова, Н. Ф. Гринева, Н. А. Журавлева, Л. Д. Копытова, И. А. Лукина, А. И. Спивак) содержит результаты исследований, проведенных в Харанорской степи в 1965—1970 гг., представляющей своеобразный вариант центральноазиатских степей, широко распространенных на территории МНР и заходящих в СССР в Читинской области и Бурятской АССР. В книге приведены результаты преимущественно физиологических и биоморфологических исследований. Название книги вряд ли удачно. Несмотря на обилие интересных данных и попытки привести в единую систему различные физиологические реакции разных видов, рассуждения авторов по существу касаются аутоэкологического уровня, являющегося лишь «прелюдией» к синфизиологии и синэкологии; последней соответствует понятие «экология сообществ», поэтому более правильным было бы название «Экология основных растений пастбищ Забайкалья» (так как выпас в конечном итоге является экологическим фактором).

Первая глава коллективной монографии «Условия существования и основные черты растительного покрова» (А. А. Горшкова) содержит характеристику района исследования (климат, геолого-геоморфологические особенности, почвы, растительность). В целом глава своим содержанием вполне соответствует задаче ознакомления читателя с природными условиями района исследования, а избранные для изучения три сообщества (типчаково-нителистниковое, красоднево-нителистниковое и вострецово-ковыльное) достаточно характерны для забайкальских степей. Для каждого сообщества указаны его географическое положение, почвы, положение в рельефе, основные синтетические (общее проективное покрытие и покрытие по группам видов, видовая насыщенность) и аналитические (проективное покрытие основных видов) показатели. Однако этой квалифицированной характеристике геоботанических объектов явно недостает всего одной таблицы, где бы полностью были приведены списки видов по каждому сообществу. Такая таблица нагляднее показала бы сходства и различия изученных сообществ. Нет ее и в разделе главы об экологических группах растений, которые характеризуются также «в строку» и выборочно. Поскольку методика выделения экологических групп (эуксерофиты, стипаксерофиты, криоксерофиты, мезоксерофиты, ксеромезофиты, галоксерофиты) не всегда обеспечивает неоспоримость результата (например, кровохлебка лекарственная рассмотрена как ксеромезофит, что сомнительно; это скорее «эвримезофит», с равной вероятностью распространенный и в луговых, и в северных вариантах степных сообществ), полный список видов по группам был бы особенно желателен. Заключает главу раздел о погодных условиях в годы наблюдений, где особое внимание уделено, естественно, динамике почвенной влажности, так как этот фактор в первую очередь лимитирует продуктивность сообществ и соотношение видов в разные годы. Однако основные характеристики водного режима почв

экологически осмыслены автором не до конца. Известно, что с экологической точки зрения наиболее важными являются запасы доступной влаги, а в табл. 2 приведены величины максимальной гигроскопичности и влажности устойчивого завядания, которые сами по себе, без характеристики наименьшей, полевой влагоемкости (НВ) или полной влагоемкости (ПВ), ни о чем не говорят. Профильный характер изучения влажности почвы делает желательным параллельное изучение закономерностей распределения корней по почвенному профилю и показ хотя бы глубины распространения основной массы корней. К сожалению, не вполне экологична и динамика влажности, выраженная в весовых процентах (рис. 1). Динамика запасов доступной влаги (метод расчета не описан) приведена на рис. 4 и 5, причем на рис. 4 проиллюстрирована динамика доступной влаги только в одном сообществе, что не дает основания для какого-либо сравнительного анализа, а данные, приведенные на рис. 5, вообще не привязаны ни к какому сообществу.

Следующая глава «Сезонные ритмы растений сообществ» состоит из двух разделов «Особенности почек возобновления и спящих (почек, — *Г. Г.* и *Б. М.*) у травянистых растений» (с. 24—42, И. А. Лукина) и «Сроки зацветания растений в связи с биоморфологией» (с. 43—52, А. А. Горшкова) и важна для решения вопросов пастбищного использования, так как именно запас почек и сезонность являются главными параметрами, определяющими особенности пастбищеоборота и разрешающими те или иные нагрузки пастьбы на травостои. Безусловно эта глава является наиболее удачной в книге. Авторы делают ряд интересных и оригинальных выводов. Отмечена тенденция к возрастанию количества почек возобновления с увеличением глубины проникновения корневых систем. Больше всего спящих почек оказалось у стержнекорневых безрозеточных и розеточных растений. Отавность растений тесно связана с длительностью жизни особей, количеством почек и глубиной их покоя. Сроки зацветания отражают не столько принадлежность видов к выделенным экологическим группам, сколько наследственные параметры органогенеза в сезонном ритме (феноритмотипы). Засухоустойчивые виды из групп эуксерофитов и стипаксерофитов нормально цветут в первую более засушливую половину лета, а более мезоморфные — только во вторую, когда почвы лучше обеспечены влагой. Спорным, на наш взгляд, является показатель оценки внутренней влагообеспеченности растений количеством влаги, приходящимся на одну особь (в граммах). Едва ли можно интерпретировать такой показатель не только в синэкологическом, но и аутэкологическом плане.

Третья глава «Запас воды в сообществах и расход на транспирацию растений» (с. 53—94, Л. Д. Копытова и А. А. Горшкова) посвящена вопросу, который является центральным в проблеме влагообеспеченности растений в условиях резкоконтинентального и холодного климата забайкальских степей. Глава отличается большим объемом использованных фактических данных и логичным характером изложения результатов. Ее несомненным достоинством является то, что авторы (если не впервые, то во всяком случае одними из первых) попытались обобщить главные показатели водного баланса изучаемых сообществ. В качестве основного метода использованы быстрое взвешивание и учет величины транспирирующей массы. Таким образом, авторы получили возможность определить водоотдачу растительного покрова за любой срок и оценить основную расходную статью водного баланса. Параллельно авторы определяли также и динамику влажности почвы, хотя неясно, почему в этом случае не был применен почвенно-гидрологический метод контроля и взаимопроверки эколого-физиологических и балансовых расчетов. Полученные данные чрезвычайно интересны: основная масса влаги содержится в подземных органах и именно от них зависит степень экологической стойкости растительности к засухе, хотя величина запасаемой влаги в биомассе растений ничтожна по сравнению с выпадающими за вегетационный сезон осадками и составляет величину порядка десятых долей процента. Это стимулирует растения к интенсификации водообмена, причем в течение сезона он может

происходить до 400 раз! Установлена высокая степень зависимости содержания воды в листьях и влажности почвы (коэффициент прямолинейной корреляции свыше 0.9). Большое число видов, для которых проводилось изучение транспирации, позволило выявить групповые отличия этого признака у видов разной экологии. Интересны с эколого-физиологической точки зрения подробные наблюдения за суточной и сезонной динамикой транспирации с фиксированием ритмики этого процесса. Данные экстраполированы на территорию, и на этом основании составлены карты расхода влаги. Показано, что суммарный расход влаги за сезон невелик и меняется в пределах 29—77 мм в типчаково-нителистниковом и 29—63 мм в вострецово-ковыльном сообществе. При сравнении с количеством выпавших осадков это составляет 10—27%.

Если интерпретировать эти интереснейшие данные синэкологически (а как отмечалось, этого мы вправе ждать по названию книги), то видимо, нужно раскрыть показатели расхода для оставшихся 90—73% влаги, которые не утилизированы растениями. Вопрос этот интересен как в чисто теоретическом, так и практическом плане, так как ведет к выводам о мелиорации территории. Однако пока данных авторов для ответа на вопрос о неутилизированной части влаги еще недостаточно. Фрагментарно изучен поверхностный сток. Физическое испарение с поверхности почвы и растительности, а также внутрипочвенный сток, видимо, не изучались. Остается лишь пожелать авторам дополнить эти показатели водного баланса и довести исследование, таким образом, до синэкологического уровня. Однако и то, что уже сделано, чрезвычайно интересно и заслуживает высокой оценки.

Глава «Потенциальная интенсивность фотосинтеза ксерофитов степного Забайкалья» (с. 95—123, А. И. Спивак) не менее важна для аутэкологической и физиологической характеристики видов степей, хотя показатели потенциального фотосинтеза довольно трудно интерпретировать в синэкологическом плане (что впрочем не снижает ценности полученных выводов). Важными для экологической физиологии являются сведения о связи интенсивности фотосинтеза с принадлежностью растений к разным экологическим группам и с показателями влагообеспеченности. Интересны данные о нелинейности характера связи фотосинтеза с транспирацией в разных условиях увлажнения: при оптимальном увлажнении связь между ними положительная, но в условиях засухи может становиться отрицательной. С усилением ксероморфизма потенциальные возможности фотосинтеза снижаются. Результаты, которые получила А. И. Спивак, особенно ценны из-за интересных объектов изучения.

Четвертая глава «Взаимосвязь некоторых эколого-биоморфологических свойств и физиологических показателей степных растений» (с. 124—152, Н. А. Журавлева) содержит интересные сведения, однако здесь приходится отметить некоторое отступление автора от общего строя монографии и элементы дублирования второго и третьего разделов, хотя методические позиции у Н. А. Журавлевой несколько иные. Быть может, взяв общий курс на интеграцию данных разных исследований в единую монографию, было бы целесообразно данные Н. А. Журавлевой рассредоточить по другим главам книги (здесь вновь обсуждается вопрос о ритмах сезонного развития, о влиянии глубины корневой системы на засухоустойчивость растений и т. д.). Однако общий вывод автора весьма интересен. Н. А. Журавлева убедительно показала, что более высокий уровень физиологических процессов связан с более яркой выраженностью мезоморфности у растений, более глубокой корневой системой, безрозеточной структурой побегов и более поздними сроками зацветания. И хотя эта связь носит необязательный характер (т. е. проявляется для большинства видов групп в среднем, статистически), общая тенденция, выявленная автором, несомненно имеет место в природе. Интересно также положение о более четкой выраженности различий физиологических реакций видов разных групп в условиях критических периодов засухи.

Заключает монографию глава «Изменение экологии и структуры степных сообществ под влиянием пастбищного режима» (с. 153—178), авто-

рами которой являются А. А. Горшкова и Н. Ф. Гринева. Мы вынуждены вновь сделать то же самое замечание, которым начали рецензию при рассмотрении первой главы. Говоря о четырех стадиях пастбищной дигрессии и характеризуя их по преимуществу перечислением состава доминантов и величиной продуктивности, авторы не приводят таблиц, где бы можно было видеть полный список видов и наглядно проследить изменение всей флористической композиции сообществ в ходе процесса пастбищной дигрессии. Указание на общее число видов и приведение коэффициента Жаккара, которым последовательно измерено сходство между I и II, I и III, I и IV, II и III стадиями пастбищной дигрессии и т. д., мало что дает для пояснения общей картины пастбищной смены. Тем более, что коэффициент Жаккара в общем-то является довольно слабым показателем, отражающим присутствие и отсутствие видов. Авторы сами подчеркивают, что главное в пастбищной дигрессии степных травостоев — изменение количественного соотношения между видами.

Наиболее ценными в работе А. А. Горшковой и Н. Ф. Гриневой являются изложенные результаты изучения микроклимата в сообществах разной степени пастбищной дигрессии и влажности почвы. Процесс иссушения почвы и перегрева ее поверхности при интенсивных пастбищных нагрузках в конечном итоге приводит к ксерофитизации состава сообществ, что вызывает перестройку в структуре и сезонной ритмике со сдвигом кривой цветения на первую половину лета и изменению биологического цикла основных минеральных элементов. Хорошо показано изменение возрастного состава и жизненности популяций основных видов. Таким образом, есть все основания считать характеристику пастбищной дигрессии в степях Забайкалья очень полной и квалифицированной. Кроме уже высказанного замечания о досадной недооценке фитоценологических таблиц (это, увы, не случайно и характерно не только для авторов рецензируемого сборника, но уходит корнями в ранее бытовавшее в нашей фитоценологии пренебрежение к составлению списка всех видов при гипертрофированном внимании к доминантам), нельзя не сказать несколько слов о способах обработки цифровых данных. По существу А. А. Горшкова и Н. Ф. Гринева в этом разделе, оперируя цифрами, никакой статистики не применяют, хотя сама структура материала подсказывает целесообразность привлечения факторного аналпза, который позволяет объективно измерять вклад фактора пастбищной дигрессии и в изменчивость признаков сообществ и в вариацию признаков почвы. Статистика в целом явилась «ахиллесовой пятой» сборника сибирских ботаников, и им по этому поводу есть над чем подумать. Независимо друг от друга в двух статьях они приводят в тексте самые элементарные формулы для определения достоверности разности средних по Стьюденту. Во всех работах для измерения связи применяют коэффициент прямолинейной корреляции, хотя уже давно известно, что в подавляющем большинстве случаев биологические закономерности криволинейны и нужно пользоваться для их отражения иным арсеналом показателей статистики. Рецензенты не считают, что выявленные закономерности недостоверны. Интуитивно авторы смогли быть на уровне выводов, но обоснование их проведено математически некорректно.

Несмотря на частные недостатки, монография новосибирских авторов не может не получить положительной оценки, так как является одним из первых опытов широкого внедрения физиологических методов в фитоценологию естественных сообществ. Это направление очень перспективно, и именно поэтому рецензенты были до некоторой степени придирчивы: если хотя бы часть высказанных замечаний поможет авторам в их дальнейшей работе, мы будем считать, что труд, потраченный на написание рецензии, не был напрасным.

Г. Б. Гортинский, Б. М. Миркин.

Архангельский лесотехнический институт,
Башкирский филиал АН СССР,
Уфа.

Получено 12 I 1978.

УДК 019.941 : 002. 01 : 581.524.4 : 634.0.268

Handbook of vegetation science. Part 13. Application of vegetation science to grassland husbandry. Ed. W. Krause. The Hague, W. Junk, 1977, 535 p. (**Руководство по изучению растительности. Часть 13.** Применение науки о растительности к пастбищному хозяйству, 1977)

B. M. MIRKIN, Z. M. NAZIROVA (A REVIEW)

Среди принципиально возможных типов трансформации энергии в экосистемах вариант «трава—корова—человек» распространен весьма широко. Замена природных консументов, гармонично сочетавшихся с автотрофным блоком сообществ, домашними животными, интенсивность воздействия которых регулируется экономическими причинами, вызвала ретрогрессию многих типов экосистем. Это проявилось в уничтожении лесов, иссушении почв, развитии процессов их эрозии. Проблема поддержания природного равновесия при дальнейшем развитии скотоводства становится глобальной, возникает новая отрасль науки, которую можно назвать пастбищной экологией. Рецензируемый выпуск «Руководства» как раз и посвящен в основном обсуждению аспектов пастбищной экологии применительно к разным районам земного шара — тропикам (R. O. White, M. J. A. Werger). Средиземноморью (H. N. Houerou), прериям Канады (J. Looman), северному району оленеводства СССР (В. Н. Андреев), равнинным и горным пастбищам Центральной Европы (E. Balatova-Tulackova, W. Krause, M. Dietl). К этим статьям, составляющим основную часть сборника, примыкают публикации об экологических основах тропического земледелия (B. Andreae), о влиянии удобрений на травостой (Т. А. Работнов), о связи продуктивности травостоев и площади листовой поверхности (E. Geyger).

Самой большой в выпуске является статья Р. Уайта «Анализ и экология использования тропических пастбищ» (с. 3—124). Публикация отличается монографическим характером. Наряду с обсуждением особенностей пастбищ в разных тропических районах Земли (Африка, Америка, Австралия, Азия, острова Тихого океана) автор касается многих общетеоретических аспектов (например, дан обзор современных представлений об экосистемах и терминологии вопроса). Это порой даже отвлекает читателя от основной проблемы, которая обсуждается в выпуске. Тем не менее работа позволяет получить представление о характере тропических травяных сообществ (в том числе и с разреженным древесным пологом). При этом достаточно конкретные рекомендации использования (например, приводится интересная схема оптимизации размещения производства различных продуктов животноводства в зависимости от продуктивности пастбищ) опираются на многосторонний анализ экосистем, излагается также и история флоры разных районов. Наиболее интересно в статье Уайта обсуждаются антропогенные сукцессии, связанные с воздействием огня и перевыпаса. Приведены схемы пастбищной дигрессии для всех основных районов тропиков, при этом автор исходит из положения о вторичности травяных сообществ. Именно вторичность привела к резкому обеднению их флоры и широкому распространению убиквистов. Из панатлантических убиквистов указаны *Imperata cylindrica*, *Cynodon dactylon*, *Heteropogon tortus*. Следствием «африканизации» американских злаковников тропической зоны является распространение таких характернейших доминантов, как *Hypperrhenia ruta*, *Panicum maximum*, *Brachiaria mutica*. Семена этих видов попали в Америку из Африки в период, когда привозили рабов, и здесь растения нашли благоприятные условия для распространения, тем более что растительность американского материка находилась в угнетенном состоянии в связи с возросшими пастбищными нагрузками. В целом Уайт считает состояние пастбищ во многих районах Земли катастрофическим и предлагает строго нормировать выпас, прекратить применение огня и уничтожение древесных растений.

М. Вергер конкретизирует рекомендации Уайта применительно к пастбищам Африки в статьях «О приложении методов Цюрих-Монпелье к растительности пастбищ тропиков и субтропиков Африки» (с. 125—148) и «Влияние пастьбы диких животных и домашнего скота на растительность Южной и Восточной Африки» (с. 149—162). Идеи Вергера о применимости подходов флористико-социологического направления для практических задач не новы и, как будет показано ниже, обсуждаются во многих других работах выпуска. Интересно дано сопоставление результатов влияния на травостой выпаса диких и домашних животных. Вергер рекомендует для устранения нежелательных эффектов пастьбы скота комбинированное использование территории с чередованием пастьбы домашних животных и диких копытных. Обладая меньшей избирательностью и большими радиусами пастьбы вокруг водопоев, дикие животные не вызывают эффектов перевыпаса и регулируют соотношение доминантов травостоя, поедая и те виды, которые «игнорируют» более «разборчивые» домашние животные.

Б. Андри в статье «Земледельческие районы в тропиках: условия, географическое сравнение и социально-экономическое сравнение» (с. 163—212) в форме наглядных таблиц и четких комментариев показывает закономерности размещения ферм основных типов (скотоводческое хозяйство, богарное земледелие, поливное земледелие, выращивание древесных растений) применительно к пяти типам климата, формирующего климаксы пустыни, полупустыни, сухой саванны, влажной саванны и тропического леса. Для каждой системы даны подробные рекомендации оптимального использования территории. Статью заключает список культур, возделываемых в тропическом поясе Земли.

Оригинальна работа Ле Херу «Фитосоциология и экология при изучении, использовании и улучшении пастбищ Средиземноморья» (с. 213—276). В ее основу положена идея главенствующей роли климата, который в условиях сложных по рельефу территорий Европы и Африки, окружающих Средиземное море, оказывает сильное влияние на распределение растительности. Автор использует термин «биоклимат», понимая под ним клетку в двумерной системе координат основных климатических показателей — количество осадков (пределы от 200 до 1200 мм) и температур (средние минимумы температур холодных месяцев года по Кельвину от 9 до —5°). В координатах этой сетки, 60 клеток которой представляют биоклиматы, вычерчены изономы основных доминантов из числа травянистых и древесных растений, показаны закономерности продуктивности и даже даны списки видов однолетних и многолетних кормовых трав, которые могут быть выращены в этих условиях.

Пастбищное хозяйство оленеводческих территорий стало предметом обсуждения в статье В. Н. Андреева «Оленьи пастбища в субарктических районах СССР» (с. 277—316). Бóльшая часть работы посвящена влиянию зональных и провинциальных отличий на состав тундровых сообществ. Приведены сведения о продуктивности основных типов пастбищ, отмечены особенности пастбищного содержания оленей в разные сезоны года, даны рекомендации по восстановлению запасов ягеля, трав и кустарников на оленьих пастбищах. Андреев указывает на опасность перевыпаса в тундровых сообществах и предлагает строгое нормирование пастьбы и некоторые мероприятия улучшения оленьих пастбищ — осушение отдельных приозерных массивов, создание сеяных лугов.

Статья Дж. Лумэна «Использование фитосоциологии в канадских прериях» (с. 317—358) возвращает читателя к кругу вопросов, поднятых Вергером, и дает еще одну иллюстрацию больших возможностей использования на практике системы синтаксономических единиц, которые выделены на основе учета флористической композиции как индикатора условий среды. Автор приводит классификацию прерий на основе флористических критериев и показывает корреляцию типов композиции с физиономическими критериями, которые позволяли выделять традиционные типы прерий (смешанная, сухая прерия и т. д.). Улучшение прерий автор считает малоперспективным, так как лимитирующим фактором здесь явля-

ется вода. Расположенные севернее парковые леса, напротив, рекомендованы для коренного улучшения (с посевом травосмесей), так как здесь возможности для водопоя не лимитируют поголовья скота.

В статье Э. Балатовой-Тулачковой и В. Краузе «Использование геоботаники для урегулирования водного режима естественных кормовых угодий» (с. 359—406) обсуждается вопрос о возможностях планирования мелиорации на основе интегрированной оценки водного режима почв по флористической композиции сообществ. Можно использовать специальные оценочные шкалы (автор цитирует работы Х. Элленберга, Р. Хундта, Л. Г. Раменского) или геоботанические карты, контуры которых также отражают разные варианты режима увлажнения. Авторы особенно подчеркивают роль низших ступеней синтаксономической иерархии, принятой сторонниками Браун-Бланке, — фаций и форм, которые выделяются по дифференциальным видам. Эти единицы могут отражать своим составом самые тонкие нюансы характера увлажнения почвы. В этой в целом интересной работе настораживает абсолютизация связи растительности и среды. Эта связь носит статистический характер и потому должна оцениваться статистическими тестами.

М. Дитл в статье «Геоботаника как основа улучшения злаковых травостоев в Альпах» (с. 407—460) показывает применение хозяйственной типологии, разработанной на основе флористических критериев, для правильного размещения пастбищных нагрузок и планирования приемов улучшения пастбищ в условиях Альп. Эта работа особенно интересна для советских геоботаников, которые много внимания уделяют составлению хозяйственно-геоботанических карт, но выявляют, как правило, контуры на основе сходства доминантов, неустойчивых по времени и образующих бесчисленные сочетания. Заметим, что в рецензируемом выпуске только В. Н. Андреев сделал физиономические критерии определяющими при выделении хозяйственных категорий растительности, а все остальные авторы опирались на индикаторные группы видов. Это особо оправдано на современном этапе развития сельскохозяйственного производства, когда повышение продуктивности достигается за счет разнообразных приемов улучшения. При планировании этих мероприятий главным вопросом оказывается не качественная и количественная характеристики существующего травостоя, а потенциальные возможности участка. Выход в свет «Руководства», обобщившего опыт луговедов мира, показывает, что разработка хозяйственных типологий естественных кормовых угодий на основе индикаторных видов — назревшая задача и для советской геоботаники. Лучшим мерилом экологического потенциала почвы и климата безусловно является флористическая композиция, которая не зависит ни от изменений климата в разные годы, ни от сезонной фазы развития травостоя.

Две заключающие сборник статьи представляют экспериментальные исследования.

Т. А. Работнов в статье «Влияние удобрений на растительные сообщества мезофитной травяной растительности» (с. 461—498) рассматривает актуальнейший вопрос луговедения. Как известно, понятие «мезофитная травянистая растительность» является синонимом луга в той трактовке, которая применяется в советской геоботанике благодаря работам А. П. Шенникова и Т. А. Работнова. Обзор, несмотря на небольшой объем, является весьма полным и охватывает широкий круг вопросов. На основе оригинальных данных и многочисленных литературных источников автор рассматривает влияние удобрений на показатели всего травостоя в целом и отдельных видов (особенно — реакцию на удобрения агрогрупп злаков, бобовых и разнотравья), действие удобрений на подземную часть фитоценоза и микроорганизмы. Статье предпослан исторический экскурс о применении удобрений в луговодстве. В работе рассматриваются две основные идеи: мезофитизация травостоя при внесении удобрений и ценотическое опосредование влияния улучшения минерального питания на травостой.

В целом круг вопросов, которые обсуждает автор, хорошо известен по многочисленным статьям и монографиям Т. А. Работнова. Однако такого сочетания компактности и полноты изложения среди публикаций Работнова на русском языке нет. Давая статье, способствующей укреплению авторитета советской науки на мировой арене, самую высокую оценку, авторы рецензии высказывают пожелание опубликовать этот труд на русском языке.

Большой интерес представляет заключающая выпуск статья Е. Гейгер «Листовая поверхность и продуктивность растительных сообществ» (с. 499—520). Автор приводит обобщенные данные для такого большого и разнохарактерного по экологии числа типов растительных сообществ, что можно говорить о глобальном масштабе исследования вопроса. Заслуживает внимания использованный автором индекс листовой активности: отношение величины продукции к единице листовой поверхности. Сделан вывод о большой роли способа расположения листовых поверхностей, который в значительной мере влияет на эффективность использования листового аппарата для фотосинтеза. Основной вывод Гейгер сводится к тому, что для процесса накопления первичной биологической продукции важен не столько комплекс чисто физиологических характеристик (интенсивность фотосинтеза, количество хлорофилла и т. д.), но эколого-физиологические особенности листового аппарата.

Заканчивая обзор этого интереснейшего выпуска «Руководства», еще раз подчеркнем, что основные идеи, развиваемые авторами статей, группируются вокруг четко очерченного «теоретического скелета». Суть его сводится к необходимости строгой и последовательной экологизации рекомендаций по улучшению и рациональному использованию сенокосов и пастбищ. Нарушение этого требования вызывает тяжелые и часто непоправимые изменения в травянистых экосистемах.

Б. М. Миркин, З. М. Назирова.

Башкирский филиал АН СССР,
Башкирский государственный университет,
Уфа.

Получено 12 I 1978.

ХРОНИКА

УДК (0.63) : 581.4 (47+57)

«ПЕРВАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ ШКОЛА ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ»

O. N. CHISTYAKOVA, M. M. LODKINA. «THE FIRST ALL-UNION SCHOOL OF THEORETICAL MORPHOLOGY»

В результате развития экспериментального направления в морфологии, связанного с успехами электроники, оптики, молекулярной биологии, биохимии и других смежных областей науки, заметно ослабло внимание к теоретической морфологии. Однако именно прогресс в смежных науках вместе с успехами самой ботаники поднимает теоретическую морфологию на новый уровень. Поэтому актуальной задачей является стимулирование интереса к ней путем обсуждения спорных вопросов, привлечения молодых ботаников к осмысливанию материалов своих исследований в свете проблем теоретической морфологии, требующих первоочередного решения. В связи с этим назрела необходимость в организации школ по теоретической морфологии. Научным советом АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» в 1977 г. была организована такая школа в г. Ульяновске на базе Ульяновского педагогического института им. И. Н. Ульянова и при содействии его руководства. Школа успешно работала в большой мере благодаря инициативе, энергии и организаторскому таланту Р. Е. Левиной.

В работе школы (2—8 июня) приняли участие 105 человек из 28 городов — ботаники институтов АН СССР и академий союзных республик, университетов, педагогических и сельскохозяйственных институтов и других учреждений.

Школа была открыта проректором Ульяновского государственного педагогического института А. Я. Плаксиным и профессором того же института Р. Е. Левиной.

В первый день занятий обсуждались вопросы общей методологии.

А. А. Яценко-Хмелевский (Ленинград, Лесотехническая академия) в докладе «Общие методологические основы систематической и эволюционной морфологии» высказал свое понимание морфологии как науки об организованности живого, подчеркнул важную роль сравнительной морфологии в изучении эволюции растительного мира, показал необходимость описания структур по единой системе, что очень важно в настоящее время для кодирования признаков и адекватности их понимания. Было отмечено значение параллелизмов в развитии растительного мира.

В докладе **Г. Б. Кедрова** (Московский государственный университет) «Методологические вопросы изучения анатомических структур» было показано на примере строения древесин, что кодекс признаков примитивности и специализированности не может дать полного представления об эволюции древесины как структурно-функциональной системы. Для этого необходим системный подход. Его применение позволило выявить сопряженность признаков, возможность достигать эволюционного «потолка», что исключает возможность выравнивания гетеробатмии. Вторым аналогичным примером неприменимости кодекса признаков послужили данные о местоположении завязи.

В докладе **Р. Е. Левиной** «О типах и возможных путях морфогенеза» было показано, что дифференциация структур может быть как мономорфной, так и полиморфной. На основе этих модусов морфогенеза в дальнейшем имеют место явления дивергенции, обратимости, конвергенции; была предложена схема возможных форм их реализации. Р. Е. Левина возражала против часто встречающегося смешения понятий онтогенеза и морфогенеза. Для рассмотрения морфогенеза в историческом аспекте ею рекомендованы термины «филоморфогенез» применительно к тканям и органам, «биоморфогенез» — к организмам и жизненным формам и ««морфогения» — для обозначения морфологической эволюции таксона надвидового ранга.

3 июня обсуждалась проблема строения и развития побега. В лекции **Т. И. Серебряковой** (Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина) «Современное состояние учения о побеге» был дан подробный обзор отечественной и мировой литературы. Было подчеркнуто, что побег и корень развиваются из полярных меристем зародыша. Побег следует считать основной структурной единицей тела растения, единым обладающим метамерией органом, дифференцированным на ось и листья. Докладчик обратил внимание на неполноту традиционных определений по-

бега и на необходимость широкого пользования термином «система побегов» (параллельно с термином «корневая система»). Доклад **Л. Е. Гатцук** (МГПИ) «О чертах сходства побегов и корней растений» был посвящен анализу общих черт строения и функции обоих основных органов растений — побегов и корней.

В докладе **В. С. Житкова** (Главный ботанический сад АН СССР, Москва) «О трех уровнях метамерии побегов цветковых растений» показана связь проблемы метамерии с критериями гомологии. Уровни метамерии используются для выявления гомологии в структуре тела растения. Предложено различать три категории повторяющихся структур — теломеры, филломеры и бластомеры, которым соответствуют три уровня.

В докладе **В. И. Тихонова** (Херсонский государственный педагогический институт) «О роли полимеризации в эволюции тела растений» показана биологическая полимеризация — умножение частей материнского организма без разъединения дочерних структур на разных филогенетических уровнях организации растений — и как пример была разобрана наиболее сложная осевая система — крона дерева.

С кратким сообщением о связи древесных и травянистых жизненных форм на примере барбарисовых выступила **Г. Г. Оганезова** (Институт ботаники АН АрмССР, Ереван).

На занятии 4 июня рассматривалась проблема типологии соцветий. В обзорной лекции **Т. И. Серебрякова** рассказала о существующих противоречивых определениях типов соцветий, показала суть типологического подхода и предложила, исходя из потребностей преподавания, несколько упрощенную схему классификации соцветий.

В докладе **З. Т. Артюшенко** (Ботанический институт им. В. А. Комарова, АН СССР, Ленинград) «Возможный подход к изучению соцветий» был изложен принцип современной классификации соцветий, основанный на характере и степени ветвления главных и боковых осей, а также редукции и срастания осей разного порядка. Наиболее древними типами автор считает тирсы—сильно разветвленные соцветия, несущие на конечных ветвлениях цимоиды. В процессе эволюции они преобразуются в более простые благодаря редукции числа осей и цветков вплоть до одиночных цветков. Докладчик критически пересмотрел ряд типов соцветий, предложенных Троллем в его капитальной работе по соцветиям, и на основании глубокого морфологического анализа их структуры дал свои определения этих типов и свою классификацию соцветий.

5 июня в обзорной лекции **Н. С. Киселевой** (Гомельский государственный университет) «Проявление и значение правизны и левизны у растений» обсуждалась проблема симметрии у растений в морфологическом и физиологическом аспектах. Подчеркнуто значение этого явления в природе и использование в практике.

6 июня рассматривалась проблема параллелизма и конвергенции. **А. Е. Васильев** (БИН АН СССР, Ленинград) в докладе «О параллелизме и конвергенции в растительных и животных клетках» дал анализ ультраструктуры животных и растительных клеток со сходной функциональной специализацией (секреция стероидов и изопреноидов, белков, полисахаридной слизи). Выявлена конвергенция в эволюции этих типов клеток у растений и животных, а также у далеких групп растений. Ограниченность возможных морфологических решений сходных задач определила независимое появление сходных ультраструктурных признаков у секреторных клеток в ходе эволюции отдельных групп высших организмов. **Е. Л. Кордюм** (Институт ботаники АН УССР, Киев) в докладе «Параллелизм и конвергенция в эволюции эмбриологических структур» рассмотрела возможные пути становления мегаспорангиев и зародышевых мешков разных типов и показала, исходя из взглядов И. И. Шмальгаузена, что понятия параллелизма и конвергенции не отделимы от понятий гомологии и аналогии. Высказано соображение, что конвергенция на тканевом и клеточном уровнях проявляется как тканевая специфичность, представление о которой в последнее время значительно углублено и расширено исследованиями морфологии клеток и тканей. С сообщением о явлении параллелизма в анатомическом строении околоплодника в семействе сложноцветных выступила **Л. Г. Мурадян** (Ереванский государственный университет).

На вечернем заседании 6 июня обсуждалась проблема гомологии. В обзорной лекции **М. М. Лодкиной** (БИН АН СССР, Ленинград) «Современное состояние учения о гомологии в ботанике» эта проблема рассмотрена в ряде аспектов — сравнительно-морфологическом, физиологическом, логическом, временно́м. На примере тератологических изменений органов растений было показано значение подхода к проблеме с позиций генетики. При этом обсуждалась эволюционно-генетическая специфика растений, связанная со своеобразием их роста и органогенеза.

Занятия 7 июня были посвящены проблеме математического моделирования в биологии. **В. М. Шмидт** (Ленинградский государственный университет) в лекции «К вопросу о математическом моделировании роста растений» осветил историю развития математической теории роста, показал возможность выражения закономерностей роста органов растений с помощью формулы, которая объединяет известные типы роста и выявляет критические точки ростового процесса. Привязка показателей анатомических, морфологических и прочих исследований органов к критическим точкам делает сопоставимыми данные при сравнении органов, различающихся по продолжительности роста и размеру. В лекции была показана возможность прогнозирования окончательных размеров органов на основе наблюдений над началом роста. В следовавшем за лекцией докладе В. М. Шмидта обсуждалась квантованность роста растений и их органогенёза и ее таксономическое значение благодаря генетической закрепленности.

Последний день занятий (8 июня) был посвящен вопросам повышения теоретического уровня преподавания морфологии в высшей школе. Т. И. Серебрякова кратко сообщила о принципах построения нового учебника ботаники («Морфология») для педагогических институтов, подготовленного коллективом авторов под редакцией Н. С. Воронина. Учебник в настоящее время находится в печати. Поделились своим опытом и высказали свои суждения по вопросам дальнейшего повышения теоретического уровня лекций, улучшения практических занятий и полевой практики представители вузов разного профиля из многих городов (А. Е. Васильев, М. А. Гуленкова, Е. Я. Ильина, Н. С. Киселева, Р. Е. Левина, В. Г. Мичурин, Л. В. Петухова, Е. Н. Немирович-Данченко, Т. И. Серебрякова, О. Н. Чистякова и др.).

Программа предусматривала неограниченное время для дискуссий, поэтому после лекций и докладов имело место очень оживленное обсуждение рассматриваемых проблем. В своих заключительных выступлениях участники школы единодушно отметили своевременность организации школы по теоретической морфологии и высказывали удовлетворенность проделанной работой. Было принято пожелание регулярно (каждые два года) проводить морфологические школы. Отмечена очень четкая организация работы школы. Большая заслуга в этом принадлежит доценту Ульяновского государственного педагогического института В. Ф. Войтенко. Занятия проходили строго по программе и установленному регламенту. Хорошо были организованы быт участников школы, экскурсии и поездки по городу.

О. Н. Чистякова, М. М. Лодкина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 9 VI 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 002.704.31 (208) (477)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, ФИЛИАЛ ВБО) В 1977 г.

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (UBS, FILIAL OF THE AUBS) IN 1977

Крупной вехой в деятельности Украинского ботанического общества (УБО) стал VI съезд, состоявшийся 1—3 июня 1977 г. в Донецке. Съезд подытожил научную и организационную работу ботаников Украинской ССР за период между V и VI съездами (1972—1977 гг.), разработал основные направления исследований на ближайшие пять лет и избрал руководящие органы УБО — Совет (70 человек) и Президиум (27 человек). Президентом Общества избран академик АН УССР К. М. Сытник, вице-президентами — И. А. Дудка, Е. Н. Кондратюк, А. М. Гродзинский, Ю. Н. Прокудин, Ю. Р. Шеляг-Сосонко; ученым секретарем — В. С. Ткаченко, казначеем — Т. А. Мережко. Утверждена также ревизионная комиссия (председатель А. Ф. Бачурина). На съезде был заслушан и обсужден отчетный доклад президента УБО К. М. Сытника и отчет ревизионной комиссии, а также ряд проблемных докладов по профилирующим отраслям современной ботанической науки, в основу которых был положен анализ современного состояния ботаники на Украине.[1]

В 1977 г. в центральной (Киевской) организации УБО (557 членов) состоялось четыре общих собрания, на которых было заслушано 4 доклада, обобщающих достижения в отдельных отраслях ботанической науки (К. М. Сытник, М. А. Голубец, В. К. Мякушко), а также решались организационные вопросы.

Согласно заранее опубликованному и распространенному плану работы на 1977 г., в центральной организации действовали семь секций. На заседании секции флоры и растительности (предс. М. И. Котов) на 11 заседаниях было заслушано 18 докладов, посвященных главным образом изучению флоры и растительности природных районов УССР и СССР (докладчики: М. И. Котов, А. И. Барбарич, С. Н. Зиман, И. Ф. Удра, Т. В. Троценко и др.) и охране природных ландшафтов в разных зонах УССР (В. М. Любченко, Т. Л. Андриенко, Я. П. Дидух и др.).

В секции альгологии (предс. Д. А. Радзимовский) на 6 заседаниях заслушано 8 докладов, в которых освещались флористический состав и динамика фитопланктона различных водоемов УССР (З. И. Асаул, Д. Е. Костикова, Г. М. Паламарь-Мордвинцева и др.).

В секции микологии и фитопатологии (предс. И. А. Дудка) на 8 заседаниях заслушано 18 докладов, в которых обсуждались многие вопросы современной микологической науки: изучение отдельных таксонов микофлоры УССР (И. А. Дудка, П. М. Корецкий, Э. З. Коваль, Т. С. Кирилленко и др.), биология грибов (М. Я. Зерова, В. И. Билай, Е. С. Харкевич и др.), промышленное выращивание грибов (О. К. Кондратюк, М. О. Бисько и др.) и защита растений от поражения их грибами (З. А. Пожар, Р. Ф. Пшеничук, Л. И. Хельман, Ю. С. Топоровская и др.).

В секции цитологии, эмбриологии и анатомии растений (предс. В. П. Банникова) на 8 заседаниях заслушано 7 научных докладов и ряд информационных сообщений о состоявшихся совещаниях. В докладах обсуждались пути развития современной эмбриологии, методы исследований и различные вопросы полового процесса у зеленых водорослей и некоторых цветковых растений (В. П. Банникова, О. В. Овсянникова, С. П. Шпилевая, М. К. Павлова, Н. В. Сидорова, О. А. Хведынич и др.).

В секции физиологии растений (предс. Л. И. Мусатенко) на 7 заседаниях заслушано 10 докладов и сообщений, посвященных вопросам особенностей питания растений (Л. П. Виткаленко, И. А. Григорюк, Л. А. Левченко и др.), эколого-физиологических основ устойчивости растений (А. П. Биличенко, М. Ю. Гущин и др.), а также вопросам селекции и мутагенеза растений, механизмов функционирования различных тканей и органов растений (В. И. Северин, Б. И. Берштейн, Е. Н. Ильяшук и др.).

В секции дендрологии и акклиматизации растений (предс. А. Л. Лыпа) на 7 заседаниях, проведенных совместно с секцией охраны памятников природы Украин-

[1] Подробная информация о VI съезде Украинского ботанического общества опубликована в «Ботаническом журнале» (1978, № 3).

ского общества охраны природы, заслушано 12 докладов и сообщений, в которых были освещены некоторые вопросы дендрологии (М. И. Гордиенко, С. И. Ивченко и др.) и охраны дендрологических памятников (А. Л. Лыпа, Д. М. Голда, В. П. Погребенник и др.).

Секция экологии и охраны растительности (предс. В. К. Мякушко) была организована в 1977 г. и провела три заседания, на которых обсуждались теоретические вопросы экологии и охраны ботанических объектов (К. М. Сытник, Н. В. Коцур, М. А. Голубец, Б. В. Танцюра).

Большую научно-организационную и научную работу в различных отраслях ботанической науки проводили на местах областные отделения и группы УБО.

В Донецком отделении (предс. Е. Н. Кондратюк, 128 членов) на 8 заседаниях заслушано 13 научных докладов и сообщений, тематика которых охватывала широкий круг вопросов охраны природы в индустриальных районах УССР (Е. Н. Кондратюк), рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью (В. И. Бакланов, А. Е. Мазур, А. И. Хархота и др.), интродукции растений, влияния химических соединений на растения и др.

Донецкое отделение приложило много усилий для организации и успешного проведения VI съезда УБО, региональной научно-практической конференции «Охрана и обогащение флоры и растительности Донбасса» (Донецк, ноябрь 1977 г.) и научно-практической конференции «Человек и биосфера», проведенной при Донецком научном центре (Донецк, ноябрь 1977 г.)

Харьковское отделение (предс. Ю. Н. Прокудин, 116 членов) провело 6 заседаний, на которых было заслушано 12 докладов, в тематике их важное место занимали вопросы критического изучения отдельных таксонов флоры УССР (М. Г. Калиниченко, В. В. Тверетинова, И. Г. Зоз и др.), устойчивости древесных пород в степной полосе УССР (М. С. Улановский, И. Б. Шинкаренко), анатомо-морфологических и физиолого-биохимических особенностей растений (В. Т. Скромный, В. В. Жмурко) и некоторые другие.

Во Львовском отделении (предс. К. А. Малиновский, 110 членов) на 8 заседаниях заслушано 14 докладов и сообщений, в тематике которых важное место занимали вопросы морфогенеза растений (И. М. Берко, О. Т. Демкив, Я. Д. Федик), генетики (Е. И. Высоцкая, Х. Т. Пашук, Р. Т. Репецкий), фитофизиологии (Я. Т. Ямковый), экологии (Б. А. Крок), охраны природы (С. В. Трохимчук), палеоботаники (Н. А. Шварева) и других разделов ботаники. Отделение организовало работу постоянной Карпатской экскурсии для ботаников СССР и подготовило издание путеводителя ботанических экскурсий по Львовской обл.

В Днепропетровском отделении (предс. А. Л. Бельгард, 93 члена) на 8 заседаниях заслушано 14 научных докладов и сообщений, концентрирующихся преимущественно вокруг двух основных проблем: лесной биогеоценологии в степной зоне УССР (А. Л. Бельгард, И. Г. Бадесен, Л. П. Травлеев, Н. А. Сидельник и др.) и охраны природы и природных ландшафтов в условиях промышленно развитых регионов (А. Г. Лындя, В. Н. Зверковский, Н. П. Тупика и др.). Для лесоводов Днепропетровщины члены отделения провели семинар на тему «Наука лесному хозяйству».

В Ивано-Франковском отделении (предс. П. А. Трибун, 73 члена) состоялось 3 заседания, на которых обсуждались доклады по различным вопросам ведения лесного хозяйства в западных областях УССР. Совместно с рядом организаций лесохозяйственного профиля отделение провело научно-техническую конференцию на тему «Защита дубовых и хвойных лесов Украинских Карпат от вредителей и болезней» (Ивано-Франковск, июль 1977 г.).

В Симферопольском отделении (предс. Т. Д. Водопьянова, 70 членов) число членов в 1977 г. возросло вдвое. На 7 заседаниях здесь заслушано около 20 докладов и сообщений. Тематика их весьма разнообразна и включает отдельные вопросы фитофизиологии, морфологии, морфогенеза, экологии и интродукции споровых и цветковых растений (преимущественно эфиромасличных).

В Одесском отделении (предс. И. И. Погребняк, 65 членов) на 7 заседаниях заслушано 5 научных докладов, в которых в основном освещались итоги изучения фитопланктона Черного моря (И. И. Погребняк, Н. Е. Гусляков, Д. А. Нестерова и др.).

В Полтавском отделении (предс. В. Н. Самородов, 56 членов) на 12 заседаниях заслушано 20 докладов и сообщений на разнообразные темы (эмбриология культурных растений, флористика и охрана ботанических объектов на Полтавщине, карпология, микология, генетика и селекция, вопросы повышения продуктивности культурных растений и т. п.). Отделение совместно с Украинским обществом генетиков и селекционеров им Н. И. Вавилова организовало и провело Всесоюзное совещание «Генетико-физиологическая природа опыления у растений» (Полтава, июнь—июль 1977 г.), а также научную конференцию, посвященную 90-летию со дня рождения Н. И. Вавилова (Полтава, ноябрь 1977 г.). По инициативе членов отделения в Полтаве была установлена мемориальная доска в честь Н. И. Вавилова, работавшего на Полтавском опытном поле. Важным событием в жизни отделения было проведение в Полтаве выездного заседания редколлегии «Украинского ботанического журнала», в работе которого принял участие президент УБО К. М. Сытник.

В Лубенском отделении (предс. Д. А. Пакалн, 42 члена) на 3 заседаниях заслушано 9 докладов, посвященных интродукции и фитопатологии лекарственных растений, изучению их ресурсов (Л. А. Шелудько, В. Е. Лыман, Д. А. Пакалн и др.), хемотаксономии (Д. А. Пакалн, В. И. Литвиненко) и исследованию творческого наследия акад. Н. И. Вавилова (О. П. Богарада, Л. А. Шелудько и др.). Члены отделения про-

вели большую работу по ознакомлению населения со свойствами лекарственных растений и их коллекциями на полях Украинской зональной исследовательской станции ВИЛР; организовали 17 тематических семинаров по лекарственному растениеводству в областях УССР и в некоторых республиках СССР.

В Черновицком отделении (предс. С. С. Костышин, 38 членов) на 6 заседаниях заслушано несколько докладов, посвященных региональным проблемам охраны природы (Н. К. Якимчук, З. С. Заяц, Т. И. Солодкова и др.), флористики (В. П. Стефаник) и экспериментальным ботаническим исследованиям (Г. И. Славетна, С. С. Костышин, Г. Х. Молотковский и др.).

В Ужгородском отделении (предс. В. И. Комендар, 28 членов) на 6 заседаниях заслушано 10 докладов и информационных сообщений. Основное внимание в тематике докладов уделялось вопросам классификации растительности (В. И. Комендар), флористики (Н. В. Дубанич), охраны природы (И. И. Бубряк, И. М. Чернеки, О. С. Сидор и др.), интродукции растений и некоторым проблемам экспериментальной ботаники.

В Херсонском отделении (предс. В. А. Сурков, 22 члена) состоялось 3 заседания, на которых обсуждались итоги исследований биохимических особенностей растений (Н. В. Москов, С. С. Венгер), морфогенеза и биоморфологических особенностей культурных и природных видов растений (Э. С. Кириллова, Г. Ф. Михайлец, В. А. Сурков, В. И. Тиханов и др.).

В Ворошиловградском отделении (предс. В. Р. Маслова, 15 членов) на 3 заседаниях заслушано 8 докладов и сообщений, в которых основное внимание обращалось на изучение региональной флоры и растительности, их охране и экологии некоторых групп растений (Р. Я. Исаева, В. Р. Маслова, О. С. Николаева, А. И. Луценко и мн. др.).

В Каменец-Подольской группе (уполномоченный С. И. Ковальчук, 58 членов) число членов возросло в несколько раз. Проведено 4 заседания, где кроме организационных вопросов были заслушаны научные сообщения по изучению организуемого Подольского заповедника.

Асканийская группа (уполномоченный В. Д. Федоровский, 26 членов) была реорганизована из бывшего Асканийского отделения и подчинена Херсонскому областному отделению УБО. Проведены заседания, на которых обсуждались организационные вопросы.

Запорожская группа (уполномоченная Л. Е. Беляева, 20 членов) была организована в 1977 г. На 3 заседаниях были заслушаны доклады, посвященные задачам, стоящим перед запорожскими ботаниками в ближайшие годы и результаты всестороннего изучения некоторых лекарственных растений (Л. Е. Беляева, Н. С. Фурса, Ю. Н. Корниевский, В. С. Доля и др.).

В Тернопольской группе (уполномоченный С. В. Зелинка, 17 членов) на 8 заседаниях обсуждались доклады о влиянии магнитного поля (Н. Н. Барна) и микроэлементов (К. Н. Векирчик) на физиолого-биохимические свойства растительных тканей, об охране ботанических объектов Западной Подолии (С. В. Зелинка) и некоторые вопросы ресурсоведения (В. Е. Шиманская, Б. П. Воляник).

Севастопольская группа (уполномоченная А. А. Калугина-Гутник, 15 членов) была организована в конце 1977 г. Провела организационное заседание.

Ялтинская группа (уполномоченная С. К. Кожевникова, 14 членов) на 3 заседаниях заслушала 3 сообщения: о новостях флористики (В. Н. Тихомиров, МГУ) и об итогах некоторых ботанических совещаний.

Уманская группа (уполномоченный С. М. Гедзь, 13 членов) провела 7 заседаний с обсуждением итогов исследований в области фитофизиологии культурных растений, акклиматизации растений и охраны местных ботанических объектов.

В Мелитопольской группе (уполномоченный С. П. Черевко, 11 членов) на 7 заседаниях заслушано 7 докладов и сообщений. Обсуждались итоги изучения физиологических, биохимических и анатомических показателей полезных свойств некоторых культурных растений. (С. С. Сизов, Е. А. Казаков, П. А. Комарницкий и др.), а также региональные проблемы микологии (Е. С. Овсянникова), бриологии (А. В. Яценко) и экологии (Г. С. Скрипко) растений.

В Нежинской группе (уполномоченный И. И. Гордиенко, 11 членов) на 3 заседаниях заслушан ряд научных сообщений по вопросам метаболизма у растений, прикладной ботаники и охраны окружающей среды (В. С. Белокопытова, И. И. Гордиенко, И. М. Солдатова и др.). По инициативе группы в Нежинском государственном педагогическом институте было отмечено 90-летие со дня рождения Н. И. Вавилова.

Криворожская группа (уполномоченный И. А. Добровольский, 10 членов) провела 5 заседаний, на которых заслушано 7 докладов и сообщений. Освещались вопросы влияния промышленного загрязнения среды и итоги конкретных разработок по борьбе с ним (И. А. Добровольский, В. И. Шанда, Н. В. Гаевая и др.), а также некоторые вопросы агрофитоценологии и интродукции растений. Члены группы проводят широкую пропаганду научных достижений в области охраны природы и рекультивации нарушенных горнодобывающей промышленностью земель.

В Хомутовской группе (уполномоченный Н. П. Шупранов, 9 членов) на 6 заседаниях заслушано 8 научных докладов, посвященных преимущественно природоохранной тематике (А. П. Генов, Н. П. Шупранов, Л. А. Нечта и др.). Группа приложила много усилий для организации и проведения ботанической экскурсии для участников VI съезда УБО.

В Черкасской группе (уполномоченный И. Г. Дерий, 7 членов) на 8 заседаниях заслушано 9 сообщений о некоторых итогах изучения влияния ионизирующего излу-

чения на протекание физиолого-биохимических процессов у растений (И. Г. Дерий), биологии, экологии и селекции растений (И. А. Шутенко, А. Н. Моляка, З. С. Диденко и др.).

Нижневоротская группа (уполномоченный З. П. Крысь, 6 членов) провела 6 заседаний с обсуждением докладов, касающихся вопросов кормопроизводства и повышения продуктивности субальпийских лугов и пастбищ (В. С. Ющак, З. П. Крысь, В. А. Грига и др.).

Житомирское отделение, Карпатская, Белоцерковская и Черниговская группы УБО не представили сведений о своей работе. В 1977 г. организованы Севастопольская и Запорожская группы. Реорганизовано Херсонское областное отделение, в подчинение которого перешла Асканийская группа УБО, а также формирующиеся Цюрупинская и Присивашская группы. Разрабатываются планы улучшения структуры секций, областных отделений и групп. УБО пополнилось 203 новыми членами, к концу 1977 г. насчитывалось 1684 члена, одна треть которых входит в состав Киевской организации. В структуре УБО имеется 14 отделений, 16 групп и 10 членов-коллективов.

Повседневной работой Общества руководил Президиум Совета УБО, заседавший в 1977 г. четыре раза. Заседание Совета состоялось 2 июня 1977 г. во время работы VI съезда УБО в г. Донецке.

В 1977 г. издан сборник аннотаций докладов, прочитанных в УБО в 1974—1975 гг. «Достижения ботанической науки на Украине» (Киев, «Наукова думка», 1977, 243 с., на укр. яз.) и сборник тезисов «VI съезд Украинского ботанического общества» (Киев, «Наукова думка», 1977, 364 с., на укр. яз.). Сдано в печать справочное пособие УБО и проводилась подготовка очередного сборника работ. Асканийская группа УБО выпустила в свет сборник «Охрана природы на юге Украины» (Киев, «Наукова думка», 1977, 128 с., на укр. яз.). Полтавским отделением УБО сдан в печать сборник работ Всесоюзного совещания «Генетико-физиологическая природа опыления у растений». О деятельности УБО опубликованы также информационные материалы: «Украинское ботаническое общество (УБО, филиал ВБО) в 1976 г.» (Бот. ж., 62, 11, 1977) и «Украинское общество в 1976 г.» (Укр. бот. ж., 34, 6, 1977); «VI съезд Украинского ботанического общества (Донецк, 1—3 VI 1977)» (Бот. ж., 63,3).

Украинское ботаническое общество оказывало финансовую и организационную поддержку отделениям и группам УБО при проведении совещаний, выпуске сборников работ молодых ученых, для проведения ботанических экскурсий и т. п.

Члены УБО проводили большую работу по распространению ботанических и экологических знаний среди населения; прочитали около 4 тысяч лекций, опубликовали около 440 научно-популярных статей и заметок в газетах и журналах, а также брошюры, буклеты, плакаты и пр.; провели 105 выступлений по радио и телевидению. В некоторых отделениях УБО и в центральной (Киевской) организации членами УБО систематически ведутся традиционные рубрики в радио- и телепрограммах; постоянно проводятся занятия народного университета «Природа» в Донецком отделении УБО; во многих городах УССР (Киев, Донецк, Тернополь, Ужгород и др.) организованы общества и кружки юных ботаников при различных учебных заведениях. Полтавское отделение УБО проводит традиционные городские выставки цветов. Во многих городах УССР члены УБО организовывают семинары учителей-биологов, работников озеленения населенных пунктов, заготовителей растительного сырья и принимают в них участие.

В. С. Ткаченко.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 31 I 1978.

УДК 06.049 : 634.7 : 002.704.31 : 006.3 (47+57) 58 (208)

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОМИССИИ ПО ИЗУЧЕНИЮ ДИКОРАСТУЩИХ ЯГОДНИКОВ ПРИ СЕКЦИИ ЛЕСОВЕДЕНИЯ И ДЕНДРОЛОГИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

S. YA. TYLIN. THE ACTIVITY OF THE WILD BERRY-FIELDS STUDYING COMISSION ATTACHED TO THE DENDROLOGY AND FOREST SCIENCE SECTION OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

За последнее десятилетие в обширной сфере научных и практических интересов, связанных с изучением и освоением лесных богатств нашей страны, четко выделилась и стала приобретать особое значение область исследования и использования ресурсов дикорастущих ягодных растений. Ранее бытовавший термин «побочные ресурсы» не только не отражал действительной значимости этих полезных растений леса, но и тормозил развитие их изучения и рационального освоения. Перелом положили известные постановления Партии и Правительства об освоении и охране природных ресурсов нашей страны.

Активизация интересов к дикорастущим ягодникам, выразившаяся в увеличении числа посвященных им работ и расширении круга затрагиваемых вопросов, настойчиво требовала объединения усилий исследователей и обмена научной информацией и производственным опытом. С этой целью и во исполнение решений совещаний 1972 и 1975 гг. — (в г. Кирове и в Дарвинском государственном заповеднике (пос. Борок Калининской обл.) и в соответствии с решением Президиума Всесоюзного ботанического общества от 15 X 1975 г. при Секции лесоведения и дендрологии была организована Комиссия по изучению дикорастущих ягодников.

На ранее состоявшемся в Ленинграде (26—27 III 1975) организационном заседании актива специалистов, работающих в данной области ботанического ресурсоведения, председателем Комиссии был избран кандидат сельскохозяйственных наук, сотрудник Костромской лесной опытной станции ЛОС А. Ф. Черкасов и секретарем — кандидат биологических наук сотрудник Отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) С. Я. Тюлин. На этом же заседании было принято решение осуществлять работу Комиссии путем проведения ежегодных выездных заседаний в пунктах, где ведутся наиболее активные исследования по проблеме. Одновременно было решено создать картотеку анкет членов Комиссии и ее научную библиотеку. Осуществление этих пунктов было поручено секретарю Комиссии.

На организационном заседании была также заслушана и в основном одобрена «Программа изучения дикорастущих ягодников», доложенная А. Ф. Черкасовым и позже опубликованная им в журнале «Растительные ресурсы» (1976, № 1). Тогда же был снова поднят вопрос о необходимости создания при Научном совете по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира «Комиссии по изучению дикорастущих ягодников». Это диктуется необходимостью осуществления действительной координации и планирования исследований по проблеме, т. е. функций, которыми по своему статусу не обладает созданная при ВБО Комиссия. Однако, к сожалению, этот вопрос до настоящего времени не решен, что имеет свои негативные последствия.

Первое совещание Комиссии состоялось 12—14 XI 1975 в Костроме и было организовано Костромской ЛОС. На совещании присутствовало 50 человек; было заслушано 29 докладов. Информации о совещании опубликованы в журнале «Растительные ресурсы» (1976, № 3) и в «Ботаническом журнале» (1977, № 1).

Среди решений совещания был пункт о необходимости написания аннотированной библиографической сводки по дикорастущим ягодным кустарничкам лесной зоны СССР. Эта работа выполнена совместными усилиями членов Комиссии и в настоящее время сводка объемом 12 печатных листов включена в план издания 1979 г. В период между первым и вторым совещаниями путем рассылки анкет по ряду учреждений страны руководство Комиссии установило точный перечень институтов, в планы которых включены темы по изучению дикорастущих ягодников. По неполным данным в этот перечень вошло 10 институтов но наиболее активно в этом направлении работают в Архангельске, Вильнюсе, Гомеле, Иркутске, Киеве, Кирове, Костроме, Красноярске, Ленинграде, Минске, Москве, Новосибирске, Петрозаводске, Свердловске, Хабаровске.

С 1976 г. успешно комплектуется библиотека Комиссии. Так, в 1976 г. в нее поступило 22 работы по дикорастущим ягодникам из библиотеки скончавшегося профессора М. Д. Данилова — крупного специалиста по недревесным ресурсам леса. В настоящее время в фондах библиотеки, хранящейся в Отделе растительных ресурсов БИН и открытой для пользования всем заинтересованным лицам, хранится более 500 публикаций на языках народов СССР.

Второе совещание Комиссии состоялось в Киеве 28—30 IX 1976 и было посвящено в основном ознакомлению с достижениями украинских исследователей. Участники совещания отметили большой вклад сотрудников Украинской сельскохозяйственной академии в разработку методов инвентаризации ресурсов дикорастущих ягодников и успешное внедрение этих методов в практику лесоустройства республики. В решения этого совещания, а также последующего был включен пункт о необходимости создания координирующего центра по проблеме при одном из проблемных советов АН СССР.

На совещании были высказаны также критические замечания в отношении действующего ГОСТа 17268-71 «Плоды, орехи, ягоды дикие. Методы определения урожая и ресурсов» и принято решение о необходимости разработки нового стандарта, отвечающего возросшим требованиям практики и отражающего новые достижения науки. Эта коллективная работа также должна осуществляться членами Комиссии. Информация о втором совещании опубликована в журнале «Растительные ресурсы» (1977, № 3).

Третье совещание состоялось 19—24 IX 1977 в Тракае (Литовская ССР) и было посвящено изучению ресурсов дикорастущей клюквы, а также проблеме введения ее в культуру, весьма актуальной для районов интенсивного лесопользования и территорий, где проводятся обширные и часто недостаточно обоснованные работы по осушительной мелиорации болот.

В совещании приняло участие 62 человека из шести союзных республик. Было заслушано 44 доклада и проведена научная экскурсия по плантациям клюквы в республиках Прибалтики.

Наряду с констатацией значительных успехов, достигнутых в изучении ресурсов, биологии и биохимии клюквы, участники совещания отметили наличие значительных трудностей в области внедрения результатов исследований в практику, и в частности в создании рентабельных промышленных плантаций клюквы.

Материалы совещания опубликованы («Клюква», Вильнюс, 1977). В настоящее время проводится подготовка к четвертому совещанию. По данным на конец 1977 г., в Комиссии состоит 81 человек (РСФСР — 55, УССР — 10, БССР — 8, ЛитССР — 5, ЛатвССР — 2, ЭССР — 1). В системе Академии наук СССР работает 37 членов Комиссии. Одним из показателей активности Комиссии со дня ее создания являются результаты анализа опубликованных за последние три года работ по дикорастущим ягодным кустарничкам. Из 253 работ 170 написано ее членами.

Из широкого круга вопросов, которыми занимаются члены комиссии, следует выделить следующие:

1. Изучение размещения ресурсов дикорастущих ягодников в географическом плане.
2. Разработка методов прогнозирования и учета урожайности, а также установление ресурсов ягодников в конкретных регионах (особое внимание уделяется разработке методов, применимых в практике лесоустройства и органов лесного хозяйства).
3. Разработка методов картирования ресурсов дикорастущих ягодников.
4. Изучение факторов, определяющих погодичные, зональные и лесотипологические различия в урожайности ягодников (в количественном и качественном аспектах).
5. Исследования по интродукции и селекции наиболее ценных видов и форм ягодных кустарничков.
6. Изучение возрастного состава ценопопуляций ягодных кустарничков в связи с их продуктивностью.
7. Изучение влияния антропогенных факторов на рост и плодоношение ценопопуляций и разработка мероприятий по охране ресурсов ягодников.
8. Экономическое обоснование создания хозяйств, специализированных по ягодникам.

Все исследования, проводимые членами Комиссии, служат одной цели — выявлению ресурсов дикорастущих ягодников и созданию условий для их рационального, комплексного и эффективного освоения и охраны.

С. Я. Тюлин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 VII 1978.

ПИСЬМА В РЕДАКЦИЮ

УДК 001.8 : 581.9

В ЗАЩИТУ ШКАЛЫ ДРУДЕ

V. V. BLAGOVESHCHENSKY. IN DEFENCE OF THE DRUDE SCALE

В «Ботаническом журнале» (№ 9 за 1977 г.) опубликована статья Т. А. Работнова «О шкале Друде», в которой он говорит о якобы полной непригодности глазомерного определения обилия растений по шкале Друде и даже призывает запретить применение этого метода при проведении геоботанических исследований.

«Нападение» на шкалу Друде — не новость в геоботанике. Оно бывало и раньше. Но тем не менее эта шкала использовалась и используется тысячами геоботаников, в том числе выдающимися, и этот метод излагается во всех наших руководствах по геоботанике, включая такое солидное издание, как «Полевая геоботаника».

Разумеется, шкала Друде — это глазомерный метод учета обилия растений, и ему свойственны все те недостатки, которые присущи любому глазомерному (субъективному) методу. Но без глазомерных методов учета обилия растений геоботаника пока обходиться не может, и необходимость их применения при полевых геоботанических исследованиях сохранится в ближайшем обозримом будущем, поэтому с недостатками глазомерных методов приходится мириться. К тому же опыт многих геоботаников показывает, что эти недостатки не так уж велики. Сам Т. А. Работнов в своей статье говорит, что опытные исследователи вкладывают более или менее одинаковое содержание в отдельные градации шкалы Друде, и это высказывание находится в противоречии с его основным положением о полной непригодности шкалы Друде. Т. А. Работнов также отвергает предложения (А. А. Уранова и Н. Ф. Комарова) сделать шкалу Друде более объективной, хотя их методы не всегда дают надежные результаты, но в определенных случаях они могут быть достаточно надежным контролем за правильностью оценочных баллов по шкале Друде.

Ошибочно утверждение о том, что шкала Друде окончательно устарела. Уже сам факт ее широкого применения в течение многих десятилетий свидетельствует о жизненности этого метода. Если она мало применяется в Западной Европе, то это ни о чем не говорит. В западноевропейских странах используются цифровые шкалы обилия растений, которые ничем не лучше шкалы обилия по Друде, они столь же субъективны, но пользоваться ими менее удобно.

Понятно, что шкала Друде не является единственным возможным методом глазомерного учета обилия растений. Очень хорошо, если будут предложены другие методы, более удачные. Но Т. А. Работнов, отвергая шкалу Друде, ничего не предлагает взамен.

И совершенно невыполним призыв Т. А. Работнова запретить использование шкалы Друде, исключить этот метод из методических руководств, прекратить обучение этому методу студентов в высших учебных заведениях.

Статья Т. А. Работнова, по нашему мнению, способна ввести в заблуждение начинающих геоботаников.

В. В. Благовещенский.

Ульяновский педагогический институт

Получено 11 III 1978 г.

УДК (044.1/.2) (045)

ПО ПОВОДУ ЗАМЕЧАНИЙ В СТАТЬЕ Ю. П. КОЖЕВНИКОВА «ФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ОСНОВАНИЯ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА»

B. A. YURTSEV. ON THE OCCASION OF SOME REMARKS IN YU. P. KOZHEVNIKOV'S ARTICLE «FLORISTIC DIVISION OF THE BASIS OF CHUKCHI PENINSULA»

В статье Ю. П. Кожевникова, опубликованной в «Ботаническом журнале» (1978, т. 63, № 1), на с. 27 высказано утверждение, что в одной из моих работ (Юрцев, 1977) использованы не появившиеся в печати материалы этого автора без его ведома и без ссылки на личные сообщения. Легко показать необоснованность этих обвинений. Рассмотрим их: 1) «Юрцев (1977, с. 845) учел мое замечание (в той половине рецензии, которая была сокращена из-за объема), что арктические тундры продолжаются на восток от устья Амгуэмы, а не выклиниваются в устье этой реки, как он писал ранее» (Кожевников, цит. соч., с. 27; здесь и ниже разрядка моя, — *Б. Ю.*). Однако на с. 845 моей работы читаем: «К востоку от устья Амгуэмы узкая приморская полоса арктических тундр окончательно выклинивается на материке», т. е. полностью исчезает. Таким образом, моя точка зрения осталась прежней (ср.: Юрцев, 1973, с. 949, рис. 5), но в «пересказе» Кожевникова она превратилась в свою противоположность. 2) «Он учел также мои данные по р. Майн (Кожевников, 1977), включив среднюю часть бассейна этой реки в непрерывный контур северной тайги» (Кожевников, там же). Однако ни в одной из моих работ речь вообще не шла о лесной части бассейна р. Майн; не показана она и на картосхеме в цитированной работе (Юрцев, 1977, с. 842, рисунок). Известно, что Г. Ф. Стариков (1958, с. 117, рисунок) включает среднюю часть бассейна р. Майн в контур подзоны предтундровых редколесий, но из его же данных (с. 42) видно, что здесь мы имеем лесной остров, а не полуостров. 3) «В своей новой статье (Юрцев, 1977) он включает в переходную приамгуэмскую полосу значительную часть верхней половины Амгуэмы и юго-западную оконечность хр. Искатень. . . На чьи-либо личные сообщения автор не ссылается. Между тем из ботанико-географов, кроме меня, в 1976 г. в верховьях Амгуэмы никто не работал» (Кожевников, там же). Должен пояснить, что я ни от кого не получал сообщений о ботанико-географической ситуации в верховьях Амгуэмы, в том числе и от Кожевникова (о чем ему хорошо известно). Изменения границы Приамгуэмского округа в районах, где нами исследования не проводились, сделаны в порядке согласования ее с контуром Южно-Чукотской подпровинции, также относящейся к переходной зоне; двумя вопросительными знаками на картосхеме 1977 г. показано, что на данном участке граница нанесена сугубо ориентировочно.

Таким образом, обвинения в «заимствовании» совершенно не обоснованы. Они существенно пополняют тот перечень «недозволенных приемов», которые мне пришлось отметить в своем ответе на рецензию Кожевникова (Юрцев, 1977, с. 845—846), не говоря уж о том, что подобные «отступления» придают полемике некорректный и личный характер, чуждый традициям «Ботанического журнала». Я удивлен, что обвинения этического порядка опубликованы на страницах журнала без попытки выяснить, справедливы ли они.

ЛИТЕРАТУРА

Кожевников Ю. П. (1978). Флористическое районирование основания Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 1. — Стариков Г. Ф. (1958). Леса Магаданской области. — Юрцев Б. А. (1973). Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры. Бот. ж., 58, 7. — Юрцев Б. А. (1977). Некоторые вопросы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Бот. ж., 62, 6.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 VII 1978.

УКАЗАТЕЛЬ ТОМА 63 (1978 г.)

Оригинальные статьи — Вып. — Стр.

Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

Письма в редакцию



Vol. LXIII *№ 12*

December, 1978

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

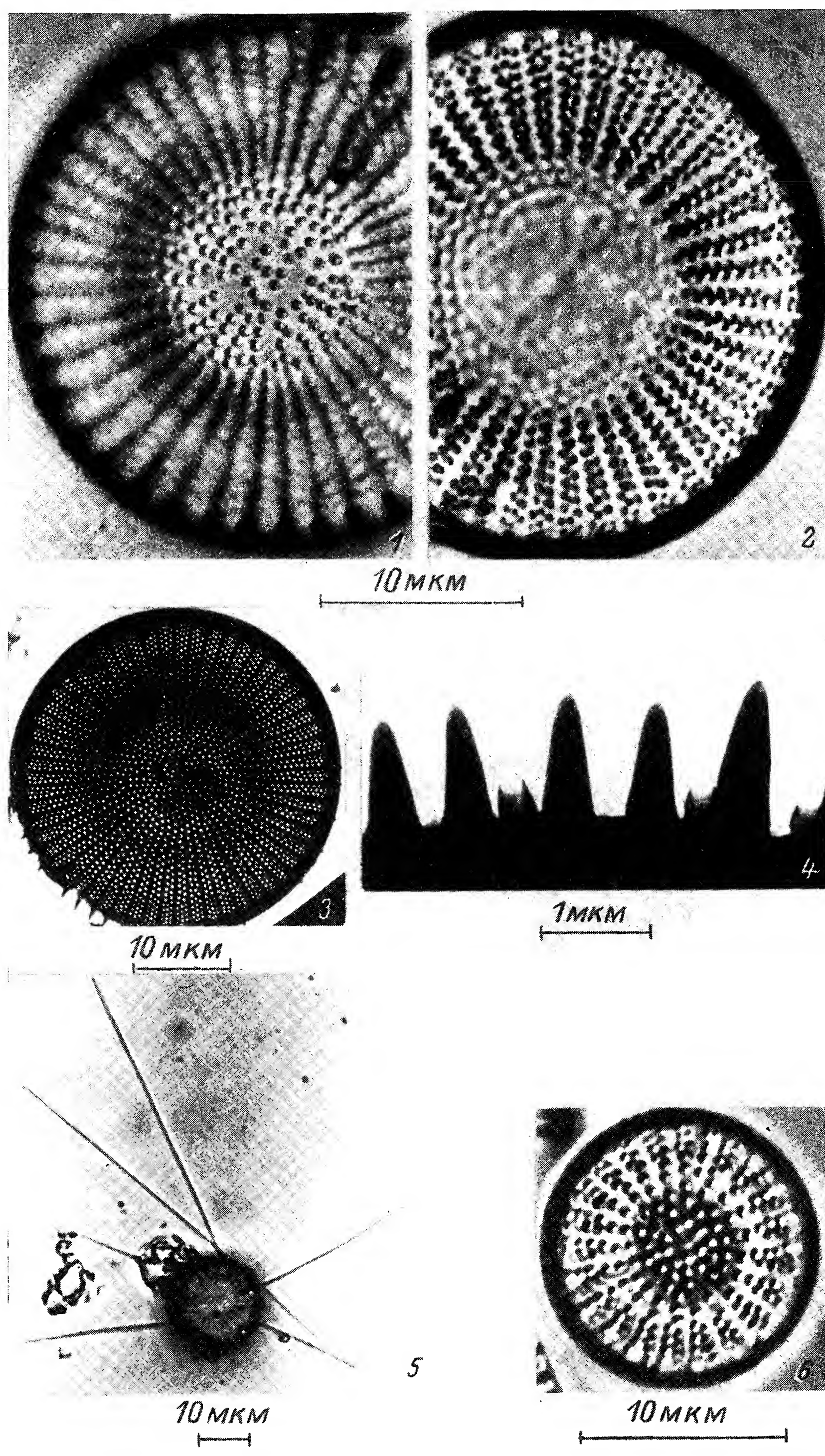


Рис. 1. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. из различных местообитаний.

1—4 — var. *astraea*; *5—6* — var. *minutulus* (Kütz.) Grun. *1—3*, *6* — створки; *4* — шипы и краевые подпертые выросты; *5* — щетинки (подсушенный препарат). *1*, *2* — оз. Севан; *3*, *4* — Иваньковское водохранилище; *5*, *6* — Рыбинское водохранилище. *1*, *2*, *5*, *6* — СМ; *3*, *4* — ТЭМ.

К стр. 1706

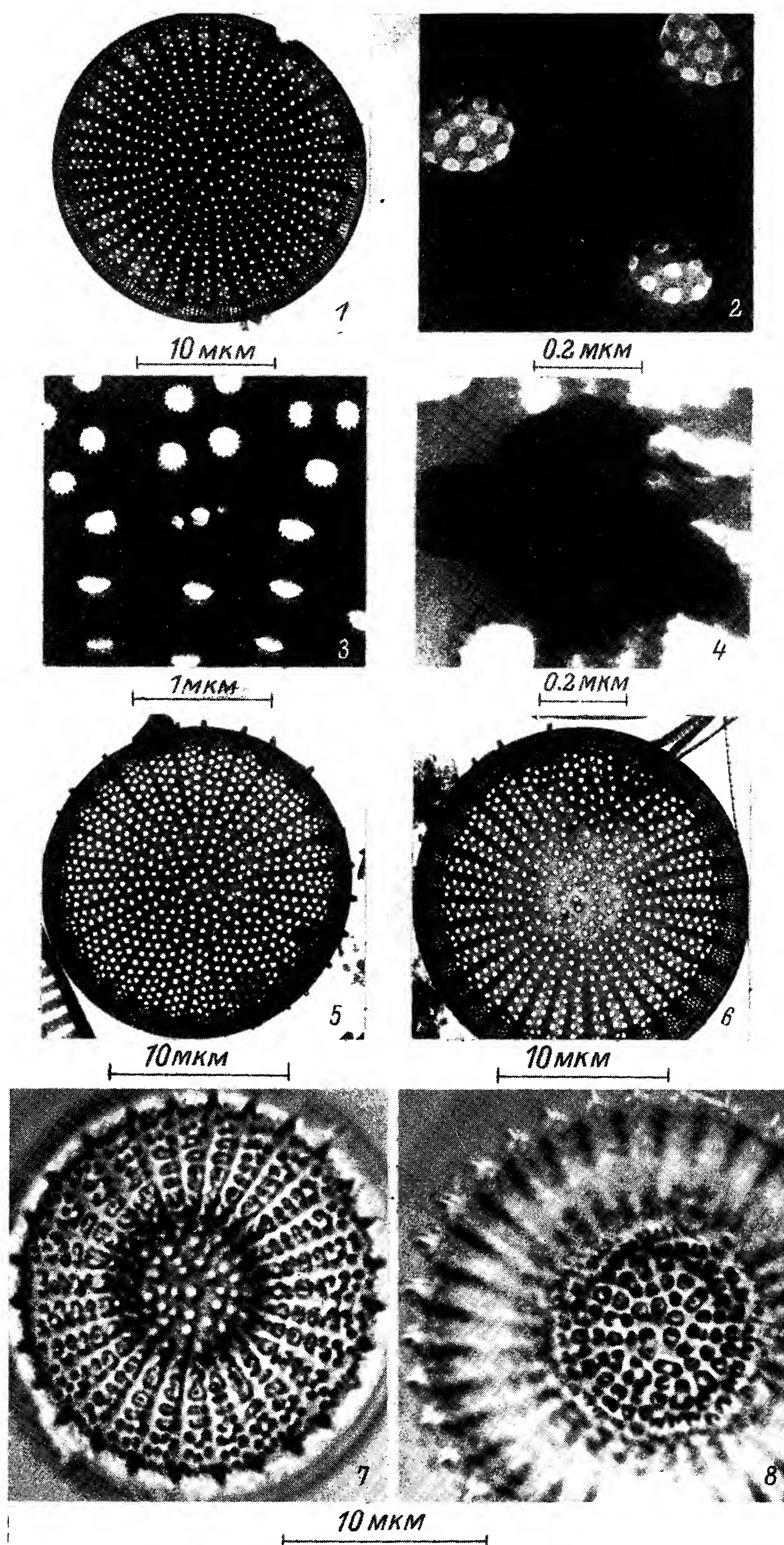


Рис. 2. *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun. из различных местообитаний.

1—4 — var. *minutulus* (Kütz.) Grun.; *5* — var. *intermedius* Fricke; *6* — var. *niagarae* (Ehr.) A. Cl. *7*, *8* — var. *incertus* A. Cl. *1*, *5—8* — створки; *2* — закрытые велумом ареолы; *3* — подпертый вырост на створке; *4* — краевой подпертый вырост. *1—4* — Чебоксарское водохранилище; *5*, *6* — Иваньковское водохранилище; *7*, *8* — оз. Севан. *1—6* — ТЭМ; *7*, *8* — СМ.

К стр. 1707

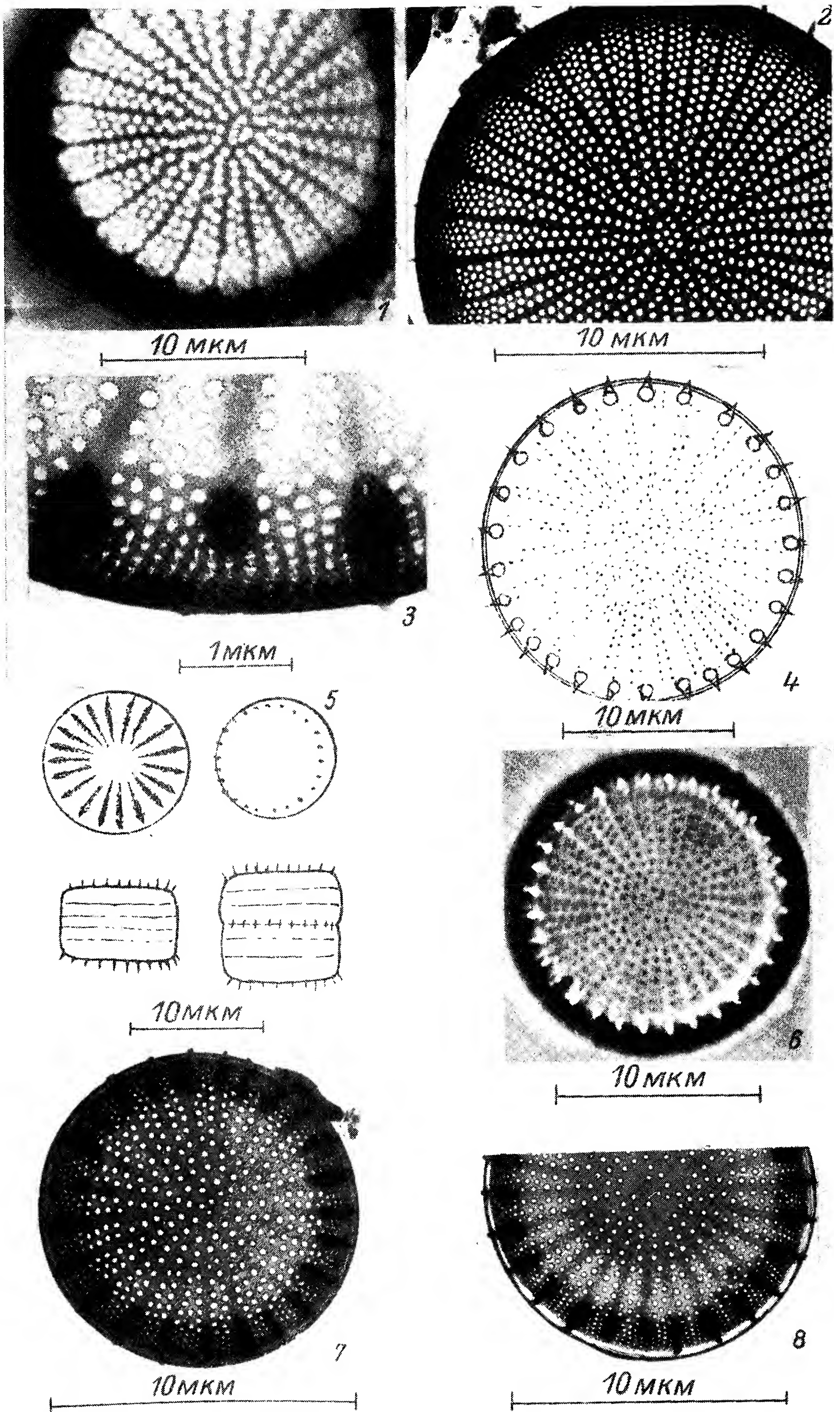


Рис. 3. *Stephanodiscus tenuis* Hust. var. *tenuis* (*1—3*) и *S. hantzschii* Grun. (*4—8*) из различных местообитаний.

1, *2* — створки; *3* — край створки с шипами и подпертыми выростами; *4—8* — створки (*4—5* — по Грунову) *1—3*, *6*, *7* — Рыбинское водохранилище; *8* — оз. Валдайское. *1*, *6* — СМ; *2*, *3*, *7*, *8* — ТЭМ.

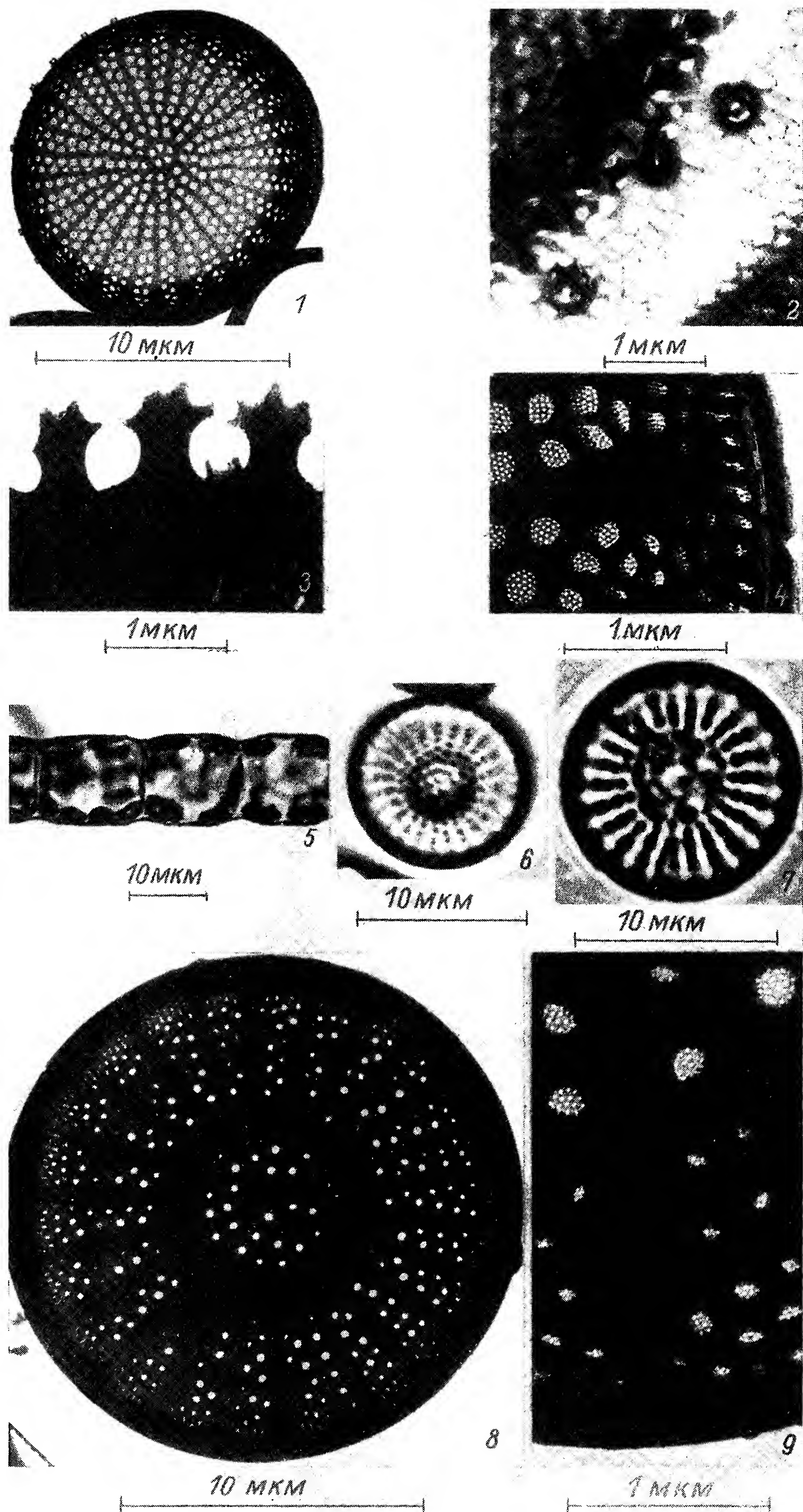


Рис. 4. *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieger (*1—5*) и *S. skabitschevskyi* Popovsk. (*6—9*).

1 — створка, *2* — загиб створки с шипами, подпертыми и двугубым выростами; *3* — шипы; *4* — закрытые велумом ареолы; *5* — клетки в нитях; *6—8* — створки; *9* — часть створки с ареолами, Рыбинское водохранилище. *1—4*, *8*, *9* — ТЭМ; *5—7* — СМ.

К стр. 1708

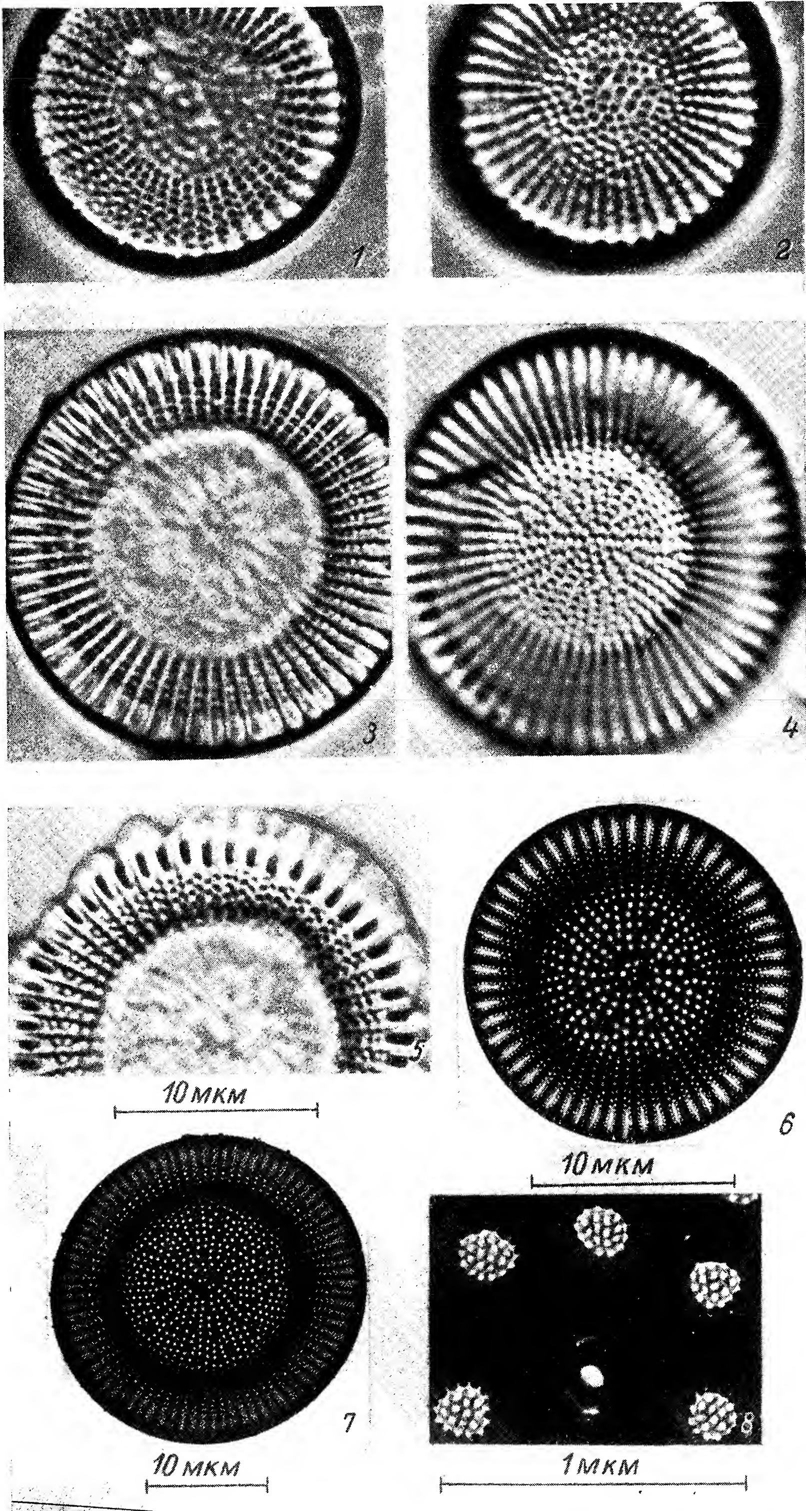


Рис. 5. *Stephanodiscus alpinus* Hust. (*1*, *2*) и *S. dubius* (Fricke) Hust. (*3—8*).

1, *2* — створки при различной фокусировке (Рыбинское водохранилище, СМ). *3—8* — ssp. *dubius*; *3—7* — створки; *8* — часть створки с подпертым выростом. *3*, *4*, *7* — Иваньковское водохранилище; *5* — р. Кама; *6* — оз. Севан. *3—5* — СМ; *6—8* — ТЭМ.

К стр. 1709

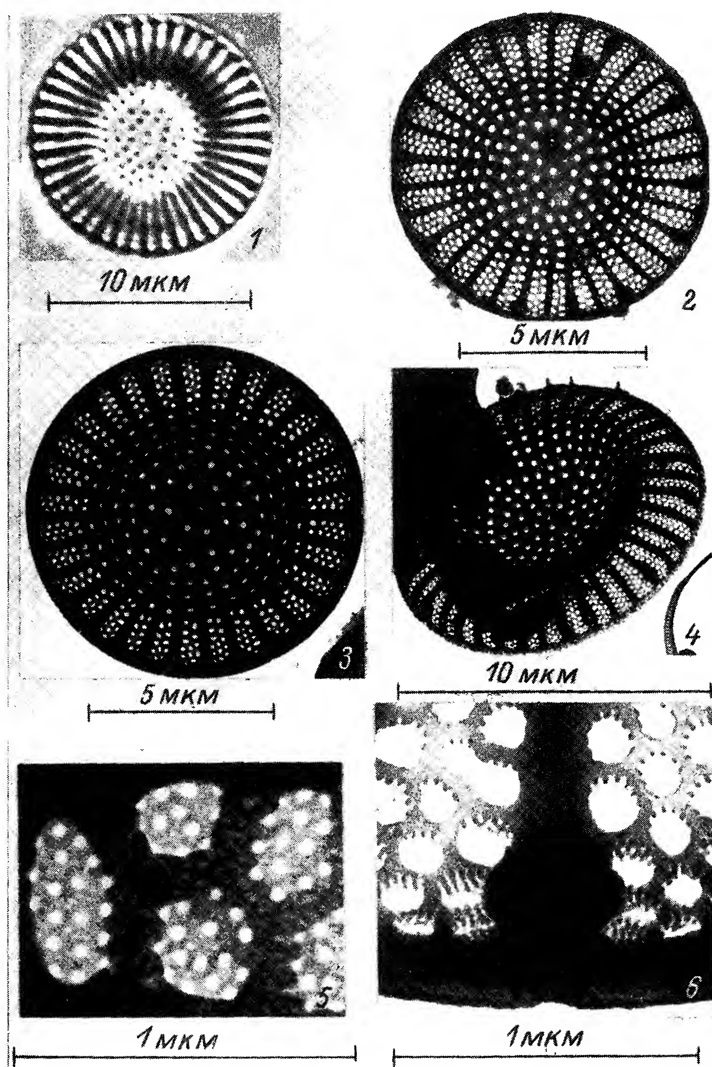


Рис. 6. *Stephanodiscus dubius* (Fricke) Hust.

1—6 — ssp. *dispersus* (A. Cl.) Skabitsch.; *1—4* — створки; *5* — часть створки с ареолами; *6* — краевой подпертый вырост. *1* — р. Кама, *2* — Куйбышевское водохранилище; *3* — оз. Севан; *4* — Иваньковское водохранилище. *1* — СМ; *2—6* — ТЭМ.

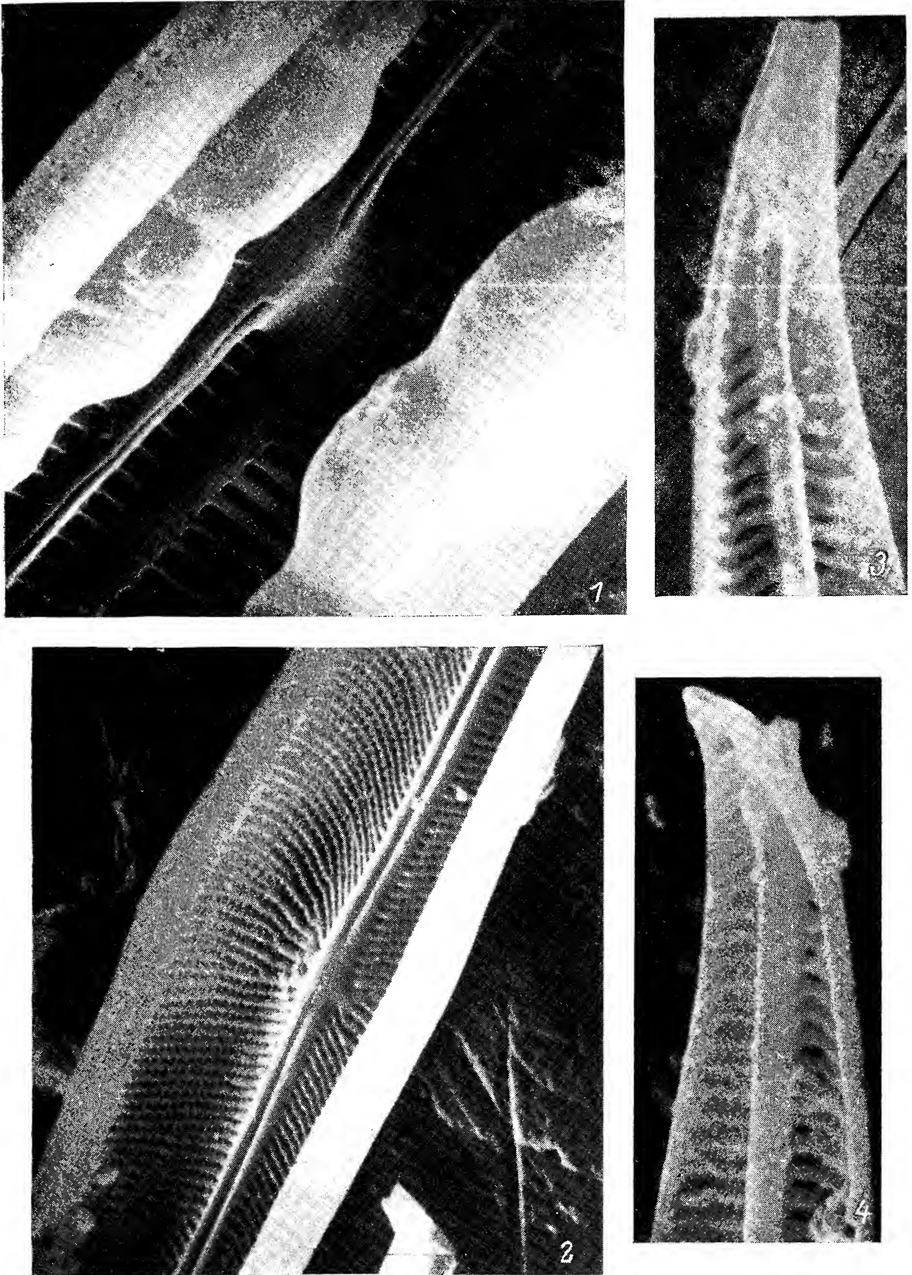


Рис. 1. *Mastogloia pumila* Grun. var. *pumila* (*1*), *Navicula intricata* Kar. (*2*) и *Proschkinia complanatoides* (Hust.) Kar. (*3*, *4*) (СЭМ).

1, *2* — часть створки, внутренняя поверхность; *3*, *4* — конец створки, внутренняя поверхность с окончанием простого каналовидного шва. Увел.: *1* — 10 000; *2* — 5500; *3*, *4* — 1300.

К стр. 1747

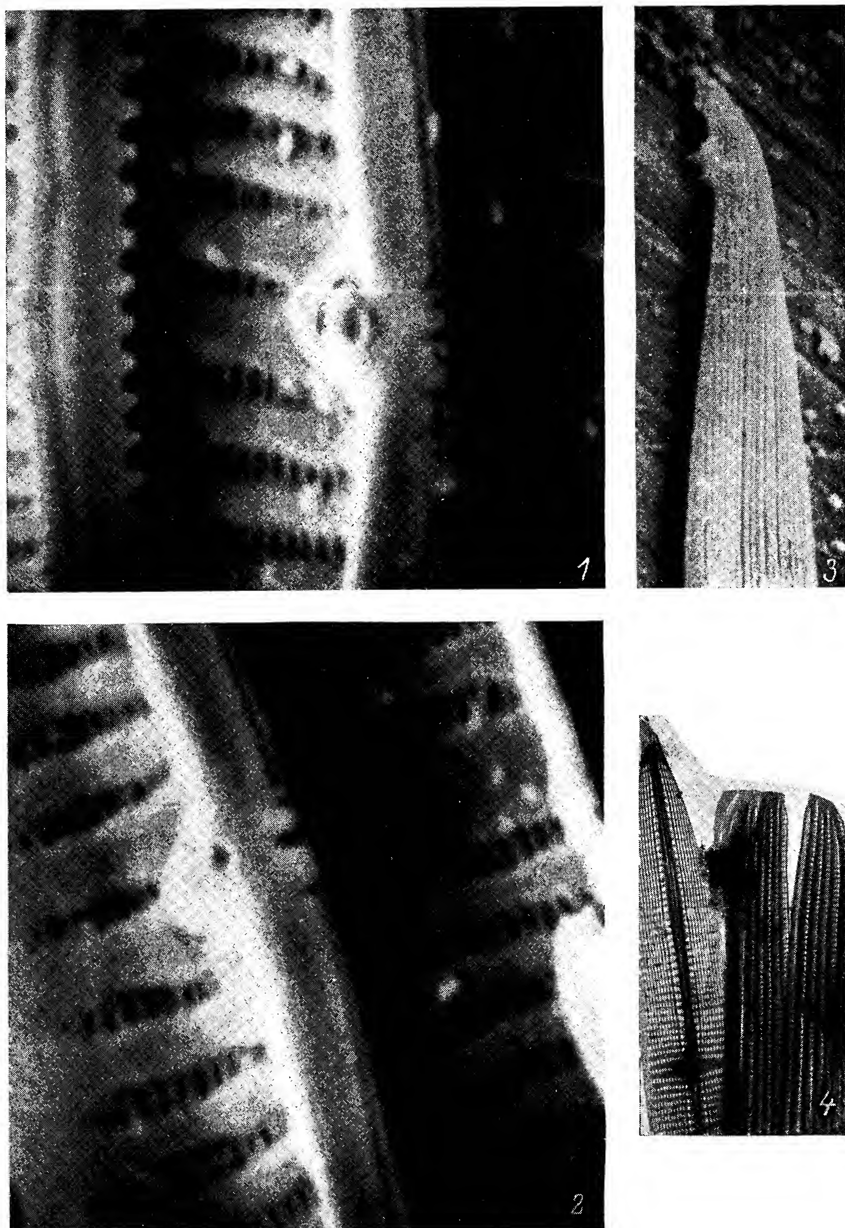


Рис. 2. *Proschkinia complanatoides* (Hust.) Kar.

1, *2* — средняя часть внутренней поверхности створки с простым каналовидным швом и «стигмой»; *3* — конец створки, наружная поверхность; *4* — часть створки и вставочных ободков. *1*—*3* — СЭМ; *4* — ТЭМ. Увел.: *1*, *2* — 2600; *3* — 6500; *4* — 3000.

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 12, 1705—1832